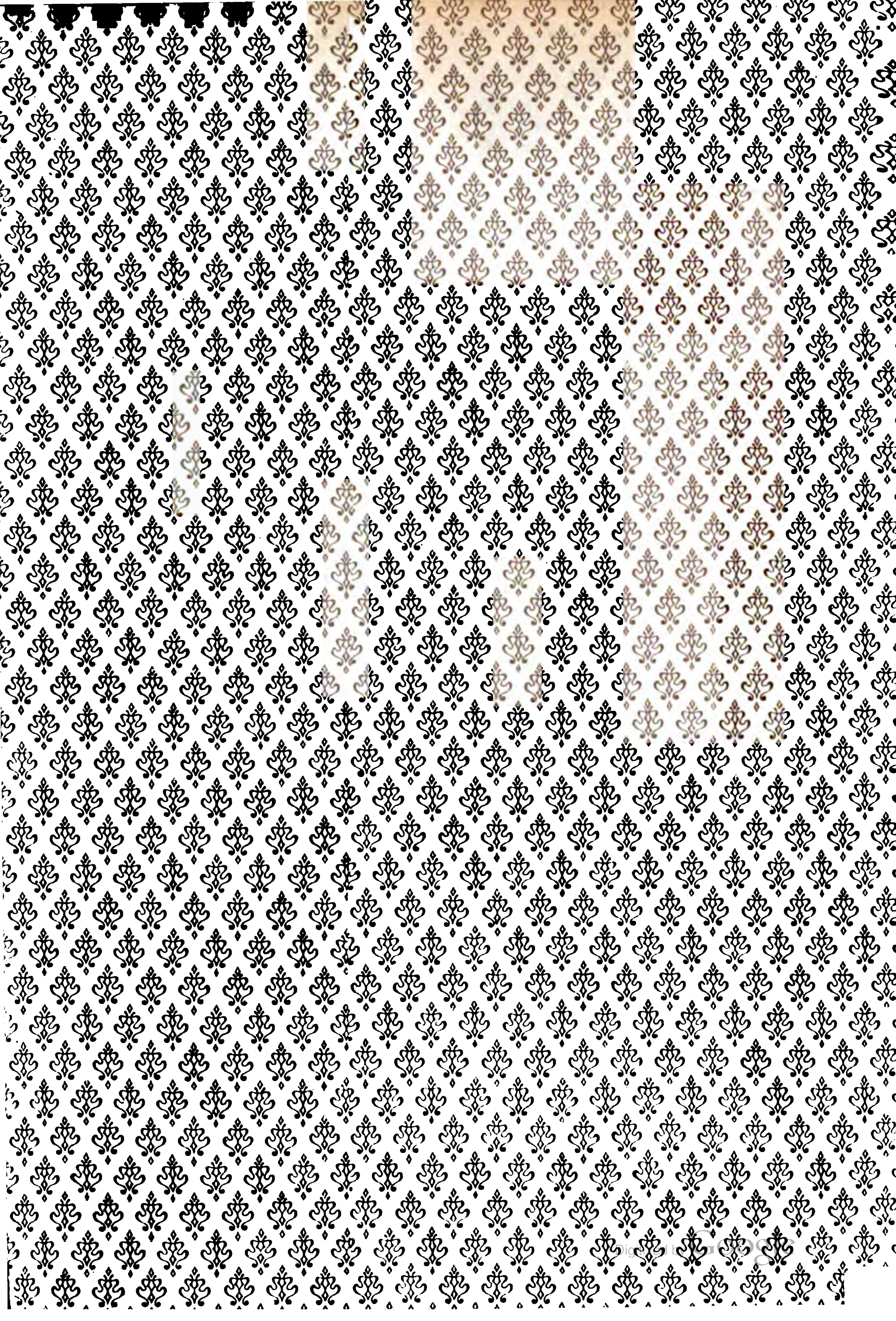

UNIV.
OF
MICH.


Google



VORTRÄGE UND AUFSÄTZE

ÜBER

ENTWICKELUNGSMECHANIK DER ORGANISMEN

UNTER MITWIRKUNG VON

PROF. D. BARFURTH, ROSTOCK, PROF. E. BATAILLON, DIJON, PROF. BENEKE, MARBURG, PROF. TH. BOVERI, WÜRZBURG, PROF. H. BRAUS, HEIDELBERG, PROF. C. M. CHILD, CHICAGO, PROF. YV. DELAGE, PARIS, DR. H. DRIESCH, HEIDELBERG, PROF. A. FISCHEL, PRAG, DOC. DR. R. FUCHS, ERLANGEN, PROF. W. GEBHARDT, HALLE, PROF. E. GOLDLEWSKI JUN., KRAKAU, PROF. GR. HARRISON, NEW HAVEN, PROF. C. HERBST, HEIDELBERG, DOC. DR. AM. HERLITZKA, TURIN, PROF. E. KÜSTER, HALLE, PROF. J. LOEB, BERKELEY, PROF. O. MAAS, MÜNCHEN, PROF. T. H. MORGAN, NEW YORK, PRIV.-DOC. DR. H. PRZIBRAM, WIEN, PROF. RHUMBLER, MÜNDEN, PROF. E. SCHWALBE, ROSTOCK, PROF. SPEMANN, WÜRZBURG, PROF. STRASSER, BERN, PROF. TORNIER, BERLIN, PROF. EDM. WILSON, NEW YORK, UND ANDEREN.

HERAUSGEGEBEN VON

PROF. WILHELM ROUX.

HEFT V.

ÜBER DIE ZEITLICHEN EIGENSCHAFTEN DER ENTWICKLUNGSVORGÄNGE

VON

WOLFGANG OSTWALD.

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1908.



HEFT V.

ÜBER DIE ZEITLICHEN EIGENSCHAFTEN DER ENTWICKLUNGSVORGÄNGE.

VON

WOLFGANG OSTWALD.

MIT 43 FIGUREN IM TEXT UND AUF 11 TAFELN.

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1908.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

HERRN

PROF. DR. JACQUES LOEB

IN BERKELEY (CAL.)

ALS ZEICHEN

HERZLICHER VEREHRUNG UND DANKBARKEIT

ZUGEEIGNET

I.

Die Entwicklungslehre der Individuen, im Gegensatz zur Stammesgeschichte, der Lehre von der Entwicklung der Arten, umfaßt die Veränderungen, welche die „Keim“ genannten Gebilde durchlaufen, bis sie einen Zustand erreichen, in dem wir sie als ausgewachsene Organismen bezeichnen.

Die Entwicklungslehre bemüht sich nun auf verschiedenen Wegen die mannigfaltigen Erscheinungen ihres Gebietes zu ordnen und zu analysieren. Die deskriptive Entwicklungsgeschichte beschreibt mit möglichster Genauigkeit die Änderungen der Form und Struktur des Keims unter steter Berücksichtigung der zeitlichen Reihenfolge dieser Änderungen. Ihr zur Seite würde die deskriptive Physik und insbesondere Chemie der sich entwickelnden Organismen stehen. Diese Wissenschaften hätten den Zweck, die chemischen, physikalischen und physikalisch-chemischen Änderungen während der Entwicklung zu beschreiben; allerdings sind bisher nur Ansätze zu diesen letzteren Wissenschaften vorhanden.

Auf der andern Seite bemüht sich die Entwicklungsphysiologie, speziell die sogenannte kausale Entwicklungslehre oder Entwicklungsmechanik, die Energiearten und Systembedingungen, deren Zusammenwirken die Entwicklung ergibt, herauszufinden. Natürlich kann diese ebenfalls noch junge Wissenschaft nur an wenigen Stellen schon dieselben Kräfte, wie wir sie bei Anorganismen finden, auch im Entwicklungsgeschehen wiedererkennen und ist daher z. Z. gezwungen, noch mit vielen komplexen Größen zu rechnen.

Die Methoden einerseits der deskriptiven Entwicklungswissenschaften (von Roux auch formale Wissenschaften genannt), andrerseits der



Entwicklungsmechanik haben nun einen etwas verschiedenen Charakter. Die deskriptiven Wissenschaften nehmen nach Roux keine Änderung an dem Objekt selbst vor, resp. suchen eine solche möglichst zu vermeiden. Dies gilt z. B. nachdrücklichst für die Fixierungs- und Färbungsmethoden der Morphologen und ebenso ist es das Bestreben der Biochemiker, die Stoffe der Organismen in möglichst unverändertem Zustand zu isolieren und zu untersuchen. Eine möglichst eingehende Untersuchung der Entwicklungsvorgänge unter normalen Umständen ist das Ziel dieser Wissenschaften. Die Methode, welche der sogenannten Entwicklungsmechanik nach Roux spezifisch ist, besteht umgekehrt darin, den Keim unter abnorme, aber möglichst genau definierbare neue Bedingungen zu bringen mit der Absicht, aus der eintretenden abnormen Reaktion des Keimes einigen Aufschluß über die Art der unter normalen Umständen wirkenden Kräfte zu erhalten. Zu den charakteristischsten Beispielen für diese Methode gehören z. B. die Untersuchungen über die künstliche Parthenogenese.

Es ist hier nicht der Ort, auf weitere Verschiedenheiten dieser Methoden, auf ihre relative Wichtigkeit oder Fruchtbarkeit usw. einzugehen. Es ist aber einleuchtend, daß für die Lösung eines Problems einer angewandten oder analytischen Wissenschaft, wie die Biologie zweifellos z. Z. eine ist, nicht eine Methode zureichend sein wird. Vielmehr müssen für die verschiedenen Seiten des Entwicklungsproblems zweifellos auch verschiedene Methoden, insbesondere solche aus den vorwiegend deskriptiven und solche aus den vorwiegend analytischen Wissenschaften angewendet werden. So erfolgreich und besonders so vielversprechend denn auch die Methoden der Entwicklungsmechanik sind, so ergiebig fließen auf der andern Seite auch noch heute Resultate, welche nur durch Beobachtung normaler Entwicklungsvorgänge gewonnen wurden. Ich erinnere z. B. an die Untersuchungen von R. Hertwig über Geschlechtsbestimmung bei Amphibien und an die von Correns über Geschlechtsvererbung bei Pflanzen. Während bekanntlich von einigen Vertretern der deskriptiven Entwicklungsgeschichte der Wert der „kausalanalytischen" Methode der Entwicklungsmechanik im Sinne Roux's nicht oder nur sehr bedingt anerkannt wird, hat Roux selbst auf die Wichtigkeit

auch der von ihm als „formalanalytische“ bezeichneten Methoden nachdrücklich hingewiesen. Im übrigen bestehen zweifellos auch Übergänge zwischen diesen zwei Methoden. So kann man im Zweifel sein, ob man z. B. Untersuchungen über den Einfluß verschiedener Temperatur auf die Entwicklungsgeschwindigkeit als formal oder als kausal bezeichnen soll.

II.

Im Folgenden will ich nun versuchen, auf deskriptivem oder formalanalytischem Wege d. h. unter Benutzung von Beobachtungen, die an normal sich entwickelnden Organismen angestellt wurden, auf einige Eigentümlichkeiten der Entwicklungsvorgänge hinzuweisen, welche bisher nur wenig in zusammenhängender Weise betrachtet worden sind. Es handelt sich dabei um die zeitlichen Eigentümlichkeiten der Entwicklungsvorgänge.

Die Änderungen, welche der Keim während seiner Entwicklung durchmacht, brauchen wie alle Naturvorgänge Zeit.

Nun sind die zeitlichen Eigenschaften der Naturvorgänge keineswegs für die Charakteristik der letzteren belanglos. Dies zeigen z. B. Wissenschaften wie die Astronomie und Mechanik, welche in ganz besonderem Maße sich mit den zeitlichen Eigenschaften von Naturvorgängen beschäftigen. Aber auch in einer der Biologie näherstehenden Wissenschaft, nämlich in der allgemeinen Chemie, gibt es ein mannigfaltiges und für die Charakteristik der chemischen Vorgänge außerordentliches wichtiges Gebiet, in dem die Zeit die Hauptrolle spielt, die chemische Kinetik.

Die zeitlichen Eigenschaften der Naturvorgänge werden z. Z. besonders von zwei Gesichtspunkten aus untersucht. Einerseits interessiert man sich für die absoluten Geschwindigkeiten der Vorgänge. Man mißt z. B. wie lange ein Elefant braucht bis er geschlechtsreif wird, wie lang die Tragzeit verschiedener Säugetiere ist, oder wie viel ein Haustier, welches wir mästen, pro Tag an Gewicht zunehmen kann, wie schnell ein Bambussproß pro Tag sich verlängern kann usw. Die Resultate dieser Zeitbeobachtungen sind einzelne Zahlen,

z. B. Entwicklungszeit, Tragzeit, tägliche Gewichts- und Längenzunahme usw.

Der andere Gesichtspunkt, unter welchem man die zeitlichen Eigenschaften der Naturvorgänge untersuchen kann, besteht darin, daß man feststellt, ob sich die absoluten Geschwindigkeitswerte während des Verlaufs der Vorgänge ändern. Die Stellung dieser zeitlichen Eigenschaften gegenüber den erstgenannten läßt sich vielleicht am einfachsten folgendermaßen veranschaulichen. In Fig. 1 sei als Abszisse die Zeit, als Ordinate der Stand irgend eines Vorganges, z. B. der Umsatz einer chemischen Reaktion dargestellt. Wir finden nun, daß nach irgend einer Zeit (A) z. B. vier verschiedene Vorgänge (etwa vier chemische Reaktionen) den gleichen Endwert erreicht haben, oder daß die absoluten Geschwindigkeitswerte d. h. die Quotienten aus Umsatz und Zeit gleich sind. Was wir aber nicht wissen und was uns hier besonders interessiert ist die Frage: auf welchem zeitlichen Wege haben die vier Reaktionen zu dem gleichen Endresultate geführt? sind die Geschwindigkeiten zu allen Zeiten resp. während aller Stadien der 4 Reaktionen ebenfalls gleich gewesen usw.? In der Tat können sich die Geschwindigkeiten der einzelnen Reaktionen während dieser Zeit ganz außerordentlich verschieden verhalten haben. So kann diese Geschwindigkeit gemäß irgend einer Funktion abgenommen (I), zugenommen (II), auch beides einmal (III) oder wiederholt (IV) getan haben usw. Die chemische Kinetik z. B. interessiert sich nun insbesondere für diese Änderungen der Reaktionsgeschwindigkeit, da eben diese Änderungen der Geschwindigkeit und nicht die zu irgend einer Zeit gemessenen absoluten Geschwindigkeitswerte für die betreffenden chemischen Reaktionen charakteristisch sind, d. h. zu all-

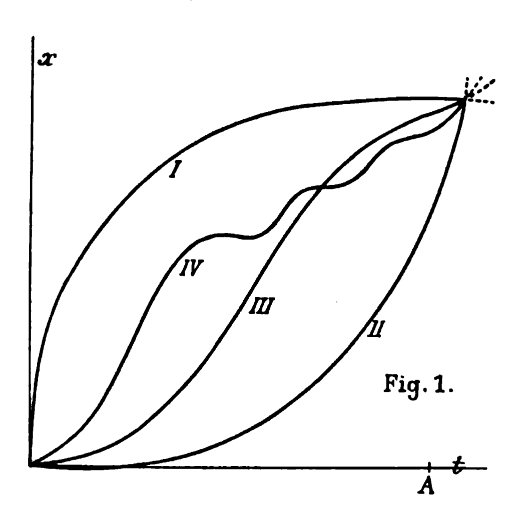
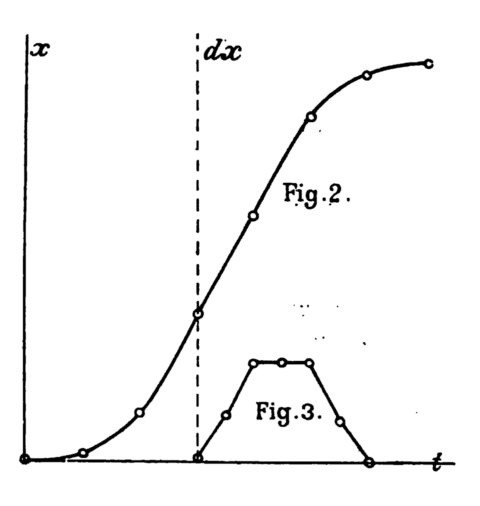


Fig. 1.

gemeineren Gesetzen führen, welche umgekehrt ermöglichen, aus den zeitlichen Eigenschaften einer Reaktion auch auf andere Eigentümlichkeiten derselben zu schließen. In gleicher Weise wollen auch wir uns mit diesen Änderungen der Geschwindigkeitswerte im Verlaufe der Entwicklung beschäftigen.

III.

Die Resultate derartiger Untersuchungen bestehen nun nicht in einzelnen Zahlen, sondern in Zahlenreihen, welche sich im günstigsten Falle noch durch einen mathematischen Ausdruck, eine Geschwindigkeitsgleichung, zusammenfassen lassen. Am übersichtlichsten erkennt man die Eigenschaften dieser Zahlenreihen bei graphischer Darstellung der letzteren. Man kann dabei zwei Verfahren anwenden, von denen das zweite Verfahren aber nur eine Ableitung von dem ersten darstellt. Beide Verfahren sind in nebenstehenden Figuren (2 und 3) veranschaulicht. In beiden Figuren bedeutet die Abszisse die Zeit. In Fig. 2 stellt die Ordinate die betreffende Eigenschaft dar, deren Änderung mit der Zeit den Entwicklungsvorgang ausmacht und welche gemessen werden soll, z. B. also das Gewicht, Volum usw. eines Tieres. Eine derartige Kurve stellt also den betreffenden Entwicklungsvorgang direkt dar und man muß sie z. B. als Gewichtskurve, Volumkurve usw. des sich entwickelnden Organismus bezeichnen.



Nun findet man speziell in pflanzenphysiologischen Arbeiten noch eine andere graphische Darstellung derselben Resultate. Bei dieser ist als Ordinate nicht der Wert der betreffenden Eigenschaft zu der betreffenden Zeit, sondern vielmehr die Änderung dieser Eigenschaft während eines willkürlichen, für die Messungsreihe aber konstanten

Intervalls, d. h. also die Zunahme ev. auch Abnahme der Eigenschaft während dieses Zeitintervalls eingetragen. In Fig. 2 ändert sich in der zweiten Zeiteinheit die gemessene Eigenschaft stärker als in der ersten; dem entsprechend liegt in Figur 3 der zweite Punkt höher als in der ersten. Sodann kommt in Figur 2 eine geradlinige Strecke, in der mit andern Worten die Änderungen der gemessenen Eigenschaft pro Zeiteinheit gleich sind; dem entsprechend liegen auch in Figur 3 die weiteren Punkte auf einer Geraden und Horizontalen. Endlich ändert sich im letzten Teil der Kurve die Eigenschaft wieder weniger und erreicht schließlich einen konstanten Wert; dem entsprechend fällt die Kurve in Figur 2 und verläuft schließlich ebenfalls horizontal und zwar direkt auf der Abszisse, da eben die Änderung der Eigenschaft *O* ist.

Mathematisch gesprochen ist Kurve *B* das zweite Differenzial von Kurve *A* d. h. wenn für Kurve *A* die allgemeine Gleichung gilt,

$$\frac{dx}{dt} = f$$

wobei *x* die gemessene Eigenschaft, *t* die Zeit und *f* irgend eine Funktion darstellt, so entspricht Kurve *B* der Gleichung

$$\frac{d_2 x}{dt^2} = f'$$

Die Verwendung der zweiten Darstellungsweise bietet meiner Ansicht nach im allgemeinen keine besonderen Vorteile, da man alles in ihr enthaltene ohne weiteres auch aus der direkten Darstellung des zeitlichen Vorganges ablesen kann. —

Man kann nun eine große Anzahl von Teilvorgängen der Entwicklung in Bezug auf ihre zeitlichen Eigenschaften in dieser Weise messen und darstellen. Ich habe nun im Folgenden eine Anzahl solcher Beispiele vorgeführt, wobei die Auswahl unter dem Gesichtspunkt vorgenommen wurde, möglichst viele und möglichst verschiedenartige Teilvorgänge der Entwicklung in ihren zeitlichen Eigenschaften zu demonstrieren. Sodann habe ich besondere Sorgfalt darauf verwendet, nur typische, d. h. in der Regel den Durchschnitt vieler Messungen darstellende Kurven vorzuführen. Da ich im Folgenden versuchen will, zu einigen allgemeineren Schlüssen über die zeitlichen Eigenschaften der Ent-

wicklungsvorgänge zu gelangen, so ist die Verwendung typischer Vorgänge natürlich Notwendigkeit. Endlich habe ich nicht schematische Zeichnungen sondern auskonstruierte Kurven wiedergegeben. Die Verwendung des letzteren Verfahrens hat, vielleicht auf Kosten der Deutlichkeit, den großen Vorzug, daß die Schlüsse, welche aus der allgemeinen Gestalt der Kurven gezogen werden sollen, viel schärfer geprüft werden können. Die hier wiedergegebenen Kurven sind also gleichsam als „Originalpräparate“ anzusehen. Um eine ev. zahlenmäßige Nachprüfung zu ermöglichen, sind im „Anhang“ die Zahlentabellen, welche den Figuren zugrunde liegen, wiedergegeben worden.

Die Kurven beziehen sich insbesondere auf Entwicklungsvorgänge von Tieren; indessen sind auch eine Anzahl besonders demonstrativer pflanzlicher Entwicklungsvorgänge dargestellt worden.

IV.

Bei der Mannigfaltigkeit der Einzelvorgänge, welche zusammen die Entwicklung eines Keimes ausmachen, ist eine gewisse Systematik oder Disposition sehr notwendig, gleichzeitig aber auch sehr schwierig. Man ist nun gewöhnt, eine Anzahl dieser Einzelvorgänge und zwar die auffälligsten oder am leichtesten wahrnehmbaren unter einem Namen zusammenzufassen. Man spricht vom Wachstum des Keims. Die Eigenschaften, welche in diesem ziemlich unscharfen Begriff hauptsächlich enthalten sind, sind insbesondere morphologischer Art. So redet man von einem Längen-, Dicken- und Volumwachstum, ja Davonport und Schaper entscheiden sich sogar dahin, daß die Volumänderung des Keims während der Entwicklung das eindeutigste Maß des Wachstums sei. Offenbar gibt es nun eine sehr große Anzahl anderer Veränderungen, welche diesen morphologischen Änderungen an Eindeutigkeit vollkommen coordiniert sind, z. B. die Änderung des Gewichts usw. Es ist daher vorläufig vielleicht zweckmäßiger, die zeitlichen Eigenschaften der verschiedenen Teilvorgänge der Entwicklung einzeln zu betrachten und nicht zu versuchen, durch einen Vorgang die gesamte Entwicklung zu charakterisieren. Immerhin aber nun sind die morphologischen Änderungen des Keims so augen-

fällig, daß sie sich zu einer vorläufigen Systematik der Entwicklungs-teilvorgänge vortrefflich eignen. Ich habe daher Kurven wiedergegeben, welche sich auf folgende Klassen von Entwicklungsvorgängen beziehen:

I. Die Vorgänge der postembryonalen, bei niederen Tieren: larvalen Entwicklung sowie die Veränderungen, welche der ganze Keim während der sogenannten foetalen Entwicklung durchmacht,

II. die Entwicklungsvorgänge einzelner Organe einschließlich von Fällen pathologischen Wachstums,

III. die Vorgänge der Eifurchung und Zellteilung,

IV. die Vorgänge, welche sich in der einzelnen Zelle während der Entwicklung abspielen; endlich sollen noch

V. einige physiologisch-chemische Teilvorgänge der Entwicklung vorgeführt und besprochen werden.

In den vier genannten Entwicklungsstadien sind nun keineswegs immer alle meßbaren Vorgänge bereits gemessen worden. Vielmehr findet sich gelegentlich eine Eigenschaft sehr ausführlich in einem Stadium, garnicht aber in einem anderen untersucht. Am leichtesten zugänglich sind natürlich die morphologischen Eigenschaften und dem entsprechend finden sich am häufigsten in der Literatur Untersuchungen allgemein über die Größenzunahme des Keims. Sehr vernachlässigt sind von der Wissenschaft bisher Untersuchungen über die Änderungen der chemischen und physikalischen Eigenschaften des Keims während der Entwicklung, so daß ich in dieser Beziehung nur über spärliches Material verfüge.

V.

Sodann muß ich bei der Fülle des Stoffes noch eine weitere Einschränkung vornehmen. Fig. 13 (Tafel V) stellt die Gewichtszunahme des sich entwickelnden Frosches, der Kaulquappe, nach Schaper[1]) dar. Als Abszisse sind Tage, als Ordinaten die Durchschnittsgewichte der Kaulquappen aufgetragen. Man sieht wie das Gewicht während der ersten Wochen ganz gewaltig zunimmt bis zu der mit einem Stern versehenen Stelle d. h. bis zu etwa dem 78. Entwicklungstage. Sodann folgt aber ein plötzlicher und ganz gewaltiger Abfall des Gewichts, d. h. die

Kaulquappen werden wieder leichter. Diese, dem vorherigen Verhalten entgegengesetzte Änderung tritt zu der Zeit auf, an welcher die Metamorphose der Kaulquappe in den jungen Frosch stattfindet. Bekanntlich finden hierbei noch eine Menge besonders auch morphologischer Vorgänge statt, welche in gewissem Sinne entgegengesetzt zu den vorherigen Änderungen derselben Eigenschaften verlaufen; so wird der Schwanz resorbiert und damit die Länge des Tieres wieder vermindert usw. Ähnliche Vorgänge finden während der Entwicklung einer ganzen Reihe anderer Tierspezies statt. So stellt Fig. 18 (S. 13) die Gewichtszunahme der wachsenden Räupchen des Seidenspinners nach Luciani und Lo Monaco[2]) dar. Man sieht, wie bei der Verpuppung resp. bei den vorbereitenden Stadien eine ganz rapide Gewichtsabnahme eintritt.

Das prägnanteste Beispiel für derartige Vorgänge wird aber wahrscheinlich durch gewisse Entwicklungsstadien des Aales dargestellt. Bekanntlich weichen die Jugendformen desselben beträchtlich in morphologischer Beziehung von den älteren, uns normalerweise vor die Augen kommenden Stadien ab, so daß die jüngeren Stadien als besondere Spezies (Leptocephalus) beschrieben wurden. Die Leptocephali haben, wie schon aus dem Namen hervorgeht, eine breite, deutlich bilateral-symmetrische Form, bei ausgesprochener Sichtbarkeit der Myocommata. Der Körper besitzt eine gallertartige, fast durchsichtige Konsistenz. Besonders bemerkenswert ist nun der Umstand, daß die Leptocephali ganz beträchtlich größer (breiter und länger) sind als die eigentlichen jungen Aale, d. h. daß von einem gewissen Entwicklungsstadium an eine durchgehende Verkleinerung der Körpermaße, ein Schrumpfen stattfindet. Fig. 4 (Kopie nach Pettersson[3]) zeigt diese sukzessiven Veränderungen. Natürlich hat bis zur Erreichung des jüngsten hier wiedergegebenen Stadiums eine Reihe von Vorgängen stattfinden müssen, welche zu einer Vergrößerung der Dimensionen des ursprünglichen, mikroskopischen Keimes geführt haben.

Derartige Änderungen bestimmter Eigenschaften des sich entwickelnden Organismus finden sich auch nicht selten bei Pflanzen. So ist bekannt, daß die Wurzeln mancher Keime nach Erreichung einer bestimmten Länge ihr Längenwachstum nicht nur zeitweilig ein-

stellen, sondern daß sogar eine Verkürzung, unter Umständen bis zu 50 und 70 % eintreten kann[4]).

Es ist für manche Zwecke notwendig, diese zwei Klassen von Veränderungen einer Eigenschaft während der Entwicklung voneinander zu unterscheiden. Man kann sie vielleicht als progressive und regressive Änderungen der in Betracht gezogenen Eigenschaften bezeichnen. Näher studiert wurden bisher hauptsächlich die progressiven Änderungen, obschon auch die regressiven Änderungen in vieler Beziehung höchst interessant sind. Ich möchte hervorheben, daß ich mich im Folgenden nur mit den zeitlichen Eigenschaften der progressiven Änderungen beschäftigen werde. Wennschon man nicht unbedingt sagen kann, daß die progressiven Änderungen der Keimeigenschaften für die Entwicklungsvorgänge durchweg am charakteristischsten sind, so kann man immerhin behaupten, daß sie die häufigsten Änderungen sind.

VI.

Postembryonale, larvale und fötale Entwicklung.

1. Ich beginne mit der Schilderung der Längenentwicklung des Menschen (Fig. 5—7, Tab. 1—3). In Worten ausgedrückt sagen die Figuren und Tabellen folgendes. Im fötalen Stadium beginnt das Längenwachstum allmählich, wird jedoch stetig beschleunigt, bis der Fötus ungefähr 5 Monate alt geworden ist. Sodann verlängert sich der Fötus zwar noch weiter, jedoch zunehmend langsamer. Dieselbe stetige Verlangsamung des Längenwachstums findet auch nach der Geburt des Kindes statt (Fig. 6), ja es ist bemerkenswert, wie groß diese Stetigkeit ist, namentlich wenn man erwägt, daß die zur Zeichnung der Kurve verwandten Zahlen von zwei Beobachtern stammen. Die Kurve verläuft dann immer noch schwach zur Abszisse gekrümmt bis zum zehnten Jahre beim weiblichen, bis zum zwölften beim männlichen Geschlechte. Sodann beginnt ein neuer Aufstieg der Kurven, wobei diejenige für das weibliche Geschlecht schneller ansteigt als die männliche, sie überschneidet, allerdings aber auch sich zeitiger wieder zur Abzsisse krümmt und endlich horizontal verläuft.

Die Kurve für das männliche Geschlecht zeigt ebenfalls einen zunächst langsameren Aufstieg und krümmt sich sodann bei einem höheren Ordinatenwerte zur Abszisse, um schließlich auch horizontal zu verlaufen. Wir können das Längenwachstum des Menschen demnach einteilen in zwei große Perioden, von denen jede bei graphischer Darstellung die Gestalt eines langgezogenen römischen *S* hat.

Fast identisch mit dem Längenwachstum sind die zeitlichen Eigenschaften der Gewichtsänderungen des wachsenden Menschen (Fig. 8 bis 10, Tab. 4—6). Auch hier setzt sich die Gesamtkurve aus zwei *S*-förmigen Bestandteilen zusammen. Bemerkenswert ist wieder die Stetigkeit der Gewichtsänderung während der letzten fötalen Monate und den ersten Lebensjahren. Die bekannte Gewichtsverringerung der Neugeborenen während der ersten Lebenstage ist so geringfügig, daß sie im Vergleich zu den übrigen Gewichtsänderungen des sich entwickelnden Menschen kaum in Frage kommt. Im Gegensatz zum Längenwachstum überschneiden sich während der zweiten Periode die Gewichtskurven beider Geschlechter nicht. Im übrigen ist der Verlauf wie oben.

In Fig. 11 (Tab. 7) ist die postembryonale Gewichtsveränderung des Meerschweinchens nach eignen Beobachtungen dargestellt[5]. Die Kurve beruht auf den Mittelwerten von drei bei der Geburt sowie auch weiterhin fast gleichschweren Meerschweinchen eines Wurfes. Sehen wir von den gleich näher zu betrachtenden Einzelheiten ab, so ist die Kurve zunächst zur Ordinate gekrümmt, um dann bei einem Alter der Meerschweinchen von etwa 30 Tagen sich umgekehrt zur Abszisse zu krümmen. Interessant sind nun die Oszillationen, welche die Kurve in drei Teile teilen, von denen jeder einzelne wieder ausgesprochene *S*-Gestalt besitzt. Während der ersten Periode werden die jungen Meerschweinchen von der Mutter gesäugt und fressen selbst so gut wie garnicht. Nach ungefähr 10 Tagen beginnen sie selbst zu fressen und im allgemeinen verweigert die Mutter ihnen ihre Nahrung. Man sieht wie die veränderte Nahrung sich auch in den zeitlichen Eigenschaften der Gewichtsvermehrung zu erkennen gibt. Der zweite Knick tritt ein, wenn die Meerschweinchen etwa 3 Wochen alt sind. Um diese Zeit fangen die Tiere an, sich zu beißen und zu verfolgen,

sowie gegenseitig ihre Geschlechtsteile zu beriechen. Sie werden mit andern Worten um diese Zeit geschlechtsreif. Die bekanntlich tief eingreifenden Änderungen während der Geschlechtsreife äußern sich in der Gewichtskurve dadurch, daß die Gewichtsvermehrung hier eine erneute Zunahme erfährt, bis endlich nach 5—6 Wochen die Kurve horizontal verläuft, d. h. bis die Meerschweinchen erwachsen sind.

Dasselbe Bild erhalten wir bei der Gewichtsvermehrung der weißen Maus (Fig. 12, Tab. 8)[6]. Die Kurve stellt die Mittelwerte eines besonders kräftigen und gesunden Wurfs von 7 jungen Mäusen dar. Auch hier finden wir dieselben drei *S*-förmigen Perioden. Das Ende der ersten Periode wird hier noch besonders scharf dadurch gekennzeichnet, daß zu dieser Zeit die blindgeborenen, nur von der Muttermilch lebenden Mäuse die Augen öffnen und selbständig Nahrung aufzunehmen beginnen. Zur Zeit der Geschlechtsreife zeigt die hier wiedergegebene Kurve eine Gewichtsverminderung, also einen regressiven Vorgang. Indessen habe ich bei andern Zuchten auch nur einen Stillstand beobachtet, so daß dieser regressive Vorgang vielleicht nicht typisch ist.

In Fig. 13 (Tab. 9) sind die Gewichtsänderungen der sich entwickelnden Kaulquappen nach Schaper dargestellt. Wie man sieht, hat die Kurve eine typische *S*-Gestalt. Die kleinen Unregelmäßigkeiten zu Anfang der Kurve haben ihre morphologischen und physiologischen Parallelen. Bei I schlüpfen die Larven aus dem Ei und bei II beginnen die äußeren Kiemenbüschel der Larven zu verschwinden. Nach ungefähr 75 Tagen fällt die Kurve rapid ab. Wie schon erwähnt, beginnt hier die Metamorphose in das Landtier.

Es sei an dieser Stelle die Schilderung eines Teilvorganges aus der Entwicklung der Pflanzen, nämlich der Gewichtszunahme quellender (keimender) Samen eingeschaltet. Fig. 14 (Tab. 10) veranschaulicht die Quellung der weißen Bohne (nach Nobbe), Fig. 15 (Tab. 11) die Anfangsstadien der Quellung der Erbse (nach Detmer). Es braucht wohl kaum besonders auf die ganz außerordentliche Ähnlichkeit von Fig. 14 mit Fig. 13, der Gewichtskurve der wachsenden Kaulquappe, hingewiesen zu werden. Auf die nähere Analyse dieser Ähnlichkeit wird weiter unten noch ausführlicher einzugehen sein.

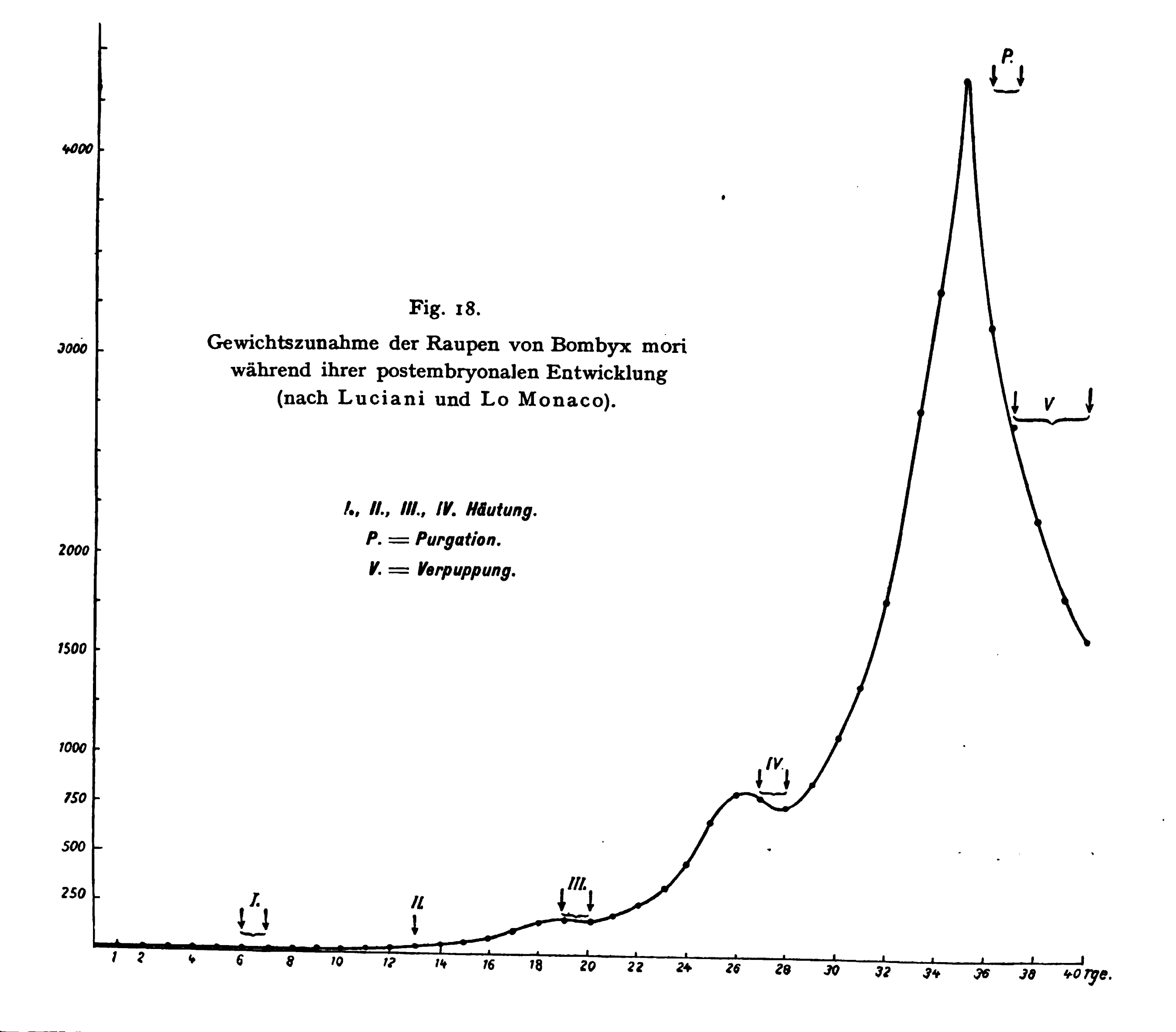


Fig. 18.
Gewichtszunahme der Raupen von Bombyx mori während ihrer postembryonalen Entwicklung (nach Luciani und Lo Monaco).

Fig. 16 (Tab. 12) stellt das Längenwachstum des Lachses nach Costa, Fig. 17 (Tab. 13), das Längenwachstum und die Gewichtsvermehrung des Karpfens nach Reuss dar. Fig. 16 ist wieder eine typische S-Kurve, während in Fig. 17 nur der Anfang einer solchen Kurve vorhanden ist. Nun weiß man aber bekanntlich, daß das Wachstum des Karpfens wie das jeden Tieres ein begrenztes ist, d. h. daß das Tier, wenn auch vielleicht nur langsam eine Maximallänge und ein Maximalgewicht erreicht. Dies bedeutet aber nichts anderes, als daß an irgend einem Punkte einmal unendlich viel Zeit zu einer Längen oder Gewichtsvermehrung nötig ist. Graphisch bedeutet dies, daß die Kurve einmal horizontal verlaufen muß. Die Schärfe der Umbiegung nach rechts oder der Grad der Konkavität zur Abszisse richtet ich danach, wie plötzlich Längen- und Gewichtsvermehrung aufhören.

In Fig. 18 (Tab. 14) ist die Gewichtszunahme der Raupen des Seidenspinners während ihrer postembryonalen Entwicklung dargestellt. Vernachlässigen wir zunächst die Einzelheiten, so finden wir wieder eine S-Form, wobei allerdings der zweite, konkav zur Abszisse verlaufende Teil stark verkürzt erscheint. Eine genauere Darstellung dieses Teils ist indessen nicht möglich, da die Raupen zu der in Frage kommenden Zeit sich auf eine merkwürdige Weise zur Verpuppung anzuschicken beginnen. Sie geben nämlich ihren Darminhalt, der aus Nahrungsstoffen, losgelösten Epithelzellen und Sekreten zusammengesetzt ist, in außerordentlich vollständiger Weise von sich. Luciani und Monaco, welchen wir die hier graphisch dargestellten Beobachtungen verdanken, nennen diesen Vorgang „Purgation". Sodann beginnen sie ihren Kokon zu spinnen. Während dieser Zeit erleiden sie eine beträchtliche Gewichtsverminderung. Interessant sind nun die weiteren Einzelheiten der Kurve. Man findet vier resp. fünf Perioden, welche graphisch alle wieder S-Form haben, von denen aber die ersten bei den gewählten Größenverhältnissen nur undeutlich sichtbar sind. Die Gipfel dieser Oszillationen entsprechen nun den Zeitpunkten, an welchen die Häutung der Raupen beginnt. Die Seidenraupen häuten sich vier Mal und dem entsprechend finden wir vier Wellen in der Kurve. Während der Häutung, die gewöhnlich zwei Tage dauert, fressen die Raupen nichts;

hieraus resp. aus dem Fortbestand des Lebens ohne Nahrungsaufnahme erklären sich die kleinen regressiven Gewichtsänderungen. —

Fassen wir die bisherigen Resultate zusammen, so kommen wir zu dem Schluß, daß die Geschwindigkeit der progressiven Teilvorgänge der postembryonalen, larvalen und fötalen tierischen Entwicklung, soweit sie bisher gemessen worden sind, gemäß einer *S*-Kurve verlaufen. Man kann auch sagen, daß sämtliche bisher geschilderten Entwicklungsvorgänge während ihres Verlaufs eine Beschleunigung erfahren, welche ihrerseits zunächst zunimmt, ein Maximum erreicht und weiterhin wieder einer Verzögerung Platz macht.

VII.

Entwicklung der Organe.

Es ist nun von Interesse festzustellen, wie sich die zeitlichen Eigenschaften der Organentwicklung im Vergleich zur Entwicklung des gesamten Organismus verhalten.

A. Tierische Organe.

Fig. 19 (Tab. 15) veranschaulicht das postembryonale Wachstum einer Anzahl menschlicher Organe, und zwar sind die Gewichtsänderungen (nach Vierordt) wiedergegeben worden. Von den meisten Organen sind nur für die ersten 5—6 Lebensjahre genauere und stetige Kurven ergebende Beobachtungen gemacht worden. Ohne auf Einzelheiten hier eingehen zu wollen, sei nur bemerkt, daß das postembryonale Wachstum aller hier in Betracht gezogenen Organe zwei Perioden hat, resp. sich aus zwei *S*-förmigen Teilstücken zusammensetzt, mit Ausnahme des Gehirns, welches soweit die Zahlen es erkennen lassen, nur eine postembryonale *S*-förmige Kurve besitzt. Im allgemeinen ist die *S*-Form als ausgesprochen und recht regelmäßig zu bezeichnen.

Fig. 20 (Tab. 16) stellt die Gewichtszunahme der menschlichen Nieren (nach Külz) mit besonderer Berücksichtigung auch der zweiten, späteren Periode dar. Die obere Kurve verbildlicht die Gewichtszunahme der bekanntlich stets größeren linken Niere, die untere

Kurve die Gewichtsänderung der rechten im Laufe der Entwicklung. Man sieht wie ungefähr im fünften Lebensjahre eine typische *S*-Kurve

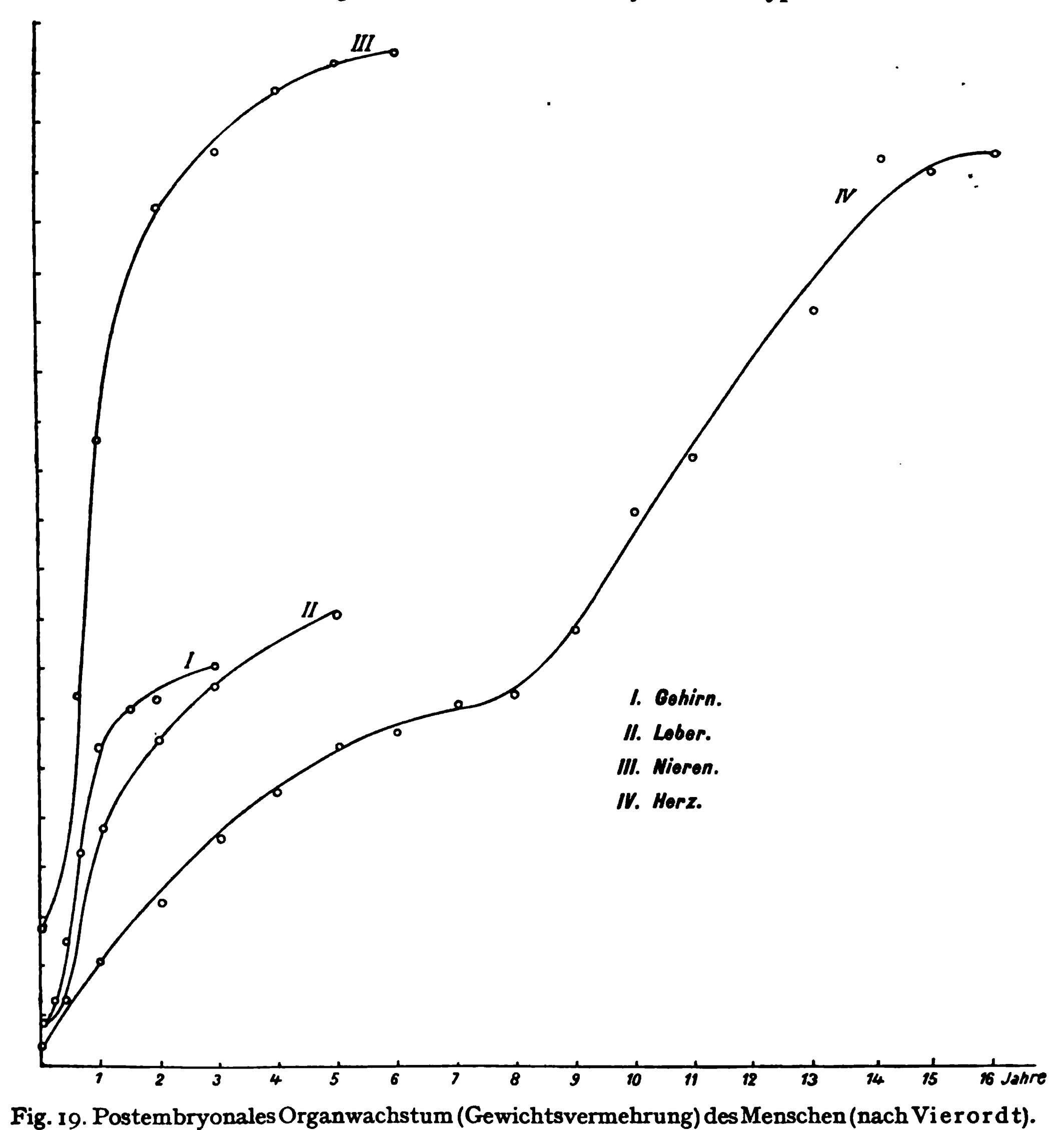


Fig. 19. Postembryonales Organwachstum (Gewichtsvermehrung) des Menschen (nach Vierordt).

beginnt. Obgleich keine Messungen über Nierengewichte menschlicher Föten vorliegen, ist es als wahrscheinlich hinzustellen, daß der Anfang

der hier wiedergegebenen Kurven zu einem andern S-förmigen Kurvenstück gehört, welches das fötale Wachstum mit umschließt.

Fig. 21 (Tab. 17) stellt die Gewichtszunahme des Karpfenschädels (nach Reuss) dar. Aus den wenigen Zahlen resp. dem

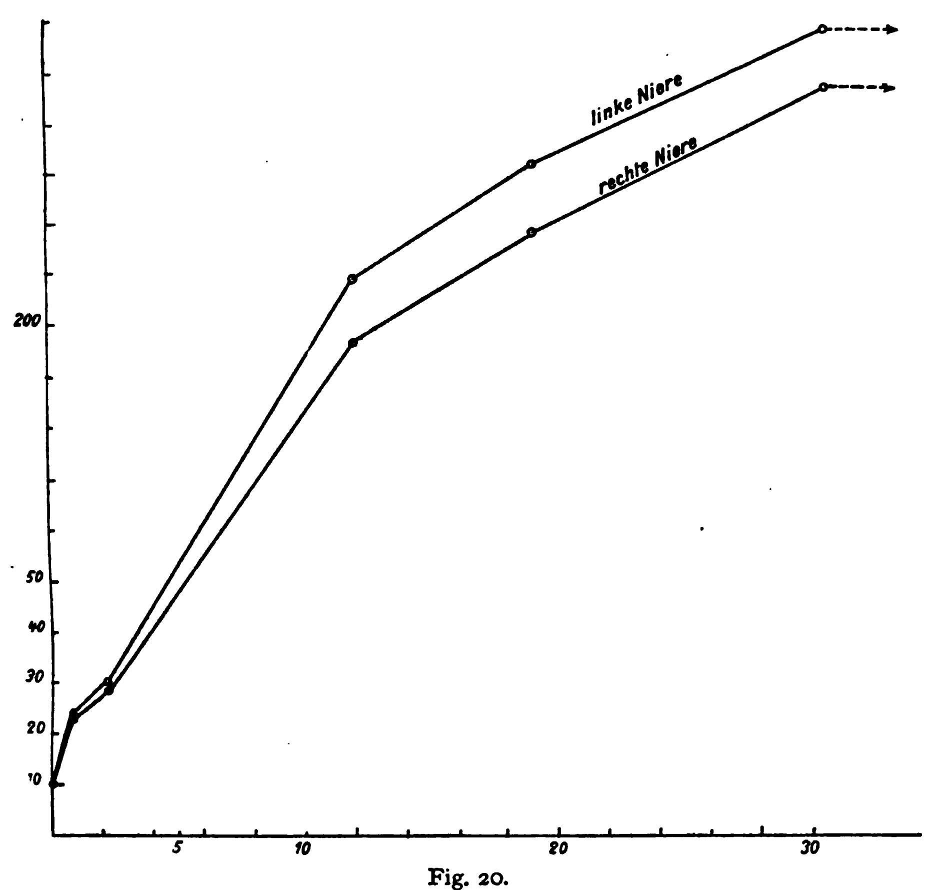


Fig. 20.
Postembryonale Gewichtszunahme der menschlichen Nieren (nach L. Külz).

wiedergegebenen Kurvenbruchstück ergibt sich, daß zunächst der Anfang der Entwicklung dem S-Schema entspricht. Für das Endstück der Kurve gilt das oben für das Wachstum des ganzen Fisches Gesagte.

Der Besprechung der folgenden Kurven sind noch einige allgemeinere Bemerkungen voranzuschicken. Es ist unter Umständen schwierig

oder gar unmöglich, den Zeitpunkt oder die Beschaffenheit eines Organismus festzulegen, gemäß welcher wir ihn als „fertig entwickelt" oder erwachsen bezeichnen können. Der Grund hierfür liegt unter anderem darin, daß ein Organismus, auch wenn er eine bestimmte annähernd konstante Größe und Beschaffenheit erlangt hat, periodisch noch immer Veränderungen durchmacht, welche sich speziell auf das Organwachstum beziehen und zuweilen von ganz gewaltigem Umfange sind. Das bekannteste Beispiel dieses periodischen Organwachstums ist das jährliche Wachstum der Keimdrüsen vieler Tiere z. B. des Lachses. Nun ist aber von J. Gaule für den Frosch gefunden worden, daß solche Veränderungen sich keineswegs nur auf die Geschlechtsdrüsen beschränken, sondern daß mehr oder weniger alle Organe jährlich Größen- und insbesondere Gewichtsvariationen durchmachen. Diese Tatsache ist ziemlich einleuchtend, wenn man daran denkt, wie streng die Lebensverhältnisse vieler Tiere an die klimatischen Veränderungen des Jahres gebunden sind. So nimmt der Frosch bekanntlich nur im Sommer normaler Weise Nahrung zu sich und fastet in der kalten Hälfte des Jahres. Dem entsprechend findet auch in den Sommermonaten eine Gewichtsvermehrung der meisten daraufhin untersuchten Organe statt.

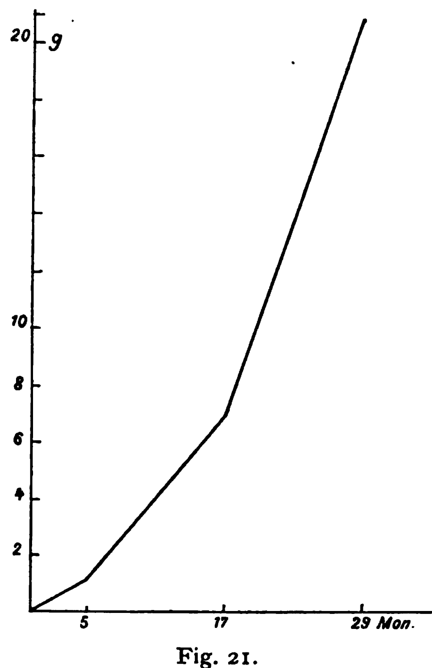


Fig. 21.
Postembryonale Gewichtszunahme des Karpfenschädels (nach Reuss).

Ein Blick auf die Kurven (Fig. 22—24, Tab. 18—20) lehrt, daß alle diese periodischen progressiven Gewichtsveränderungen gemäß einer zuweilen außerordentlich typischen *S*-Kurve verlaufen.

B. Organwachstum bei Pflanzen.

Ich schließe hier einige Kurven (und Tabellen) für das Organwachstum bei Pflanzen an, da sich unter den hier beobachteten Ent-

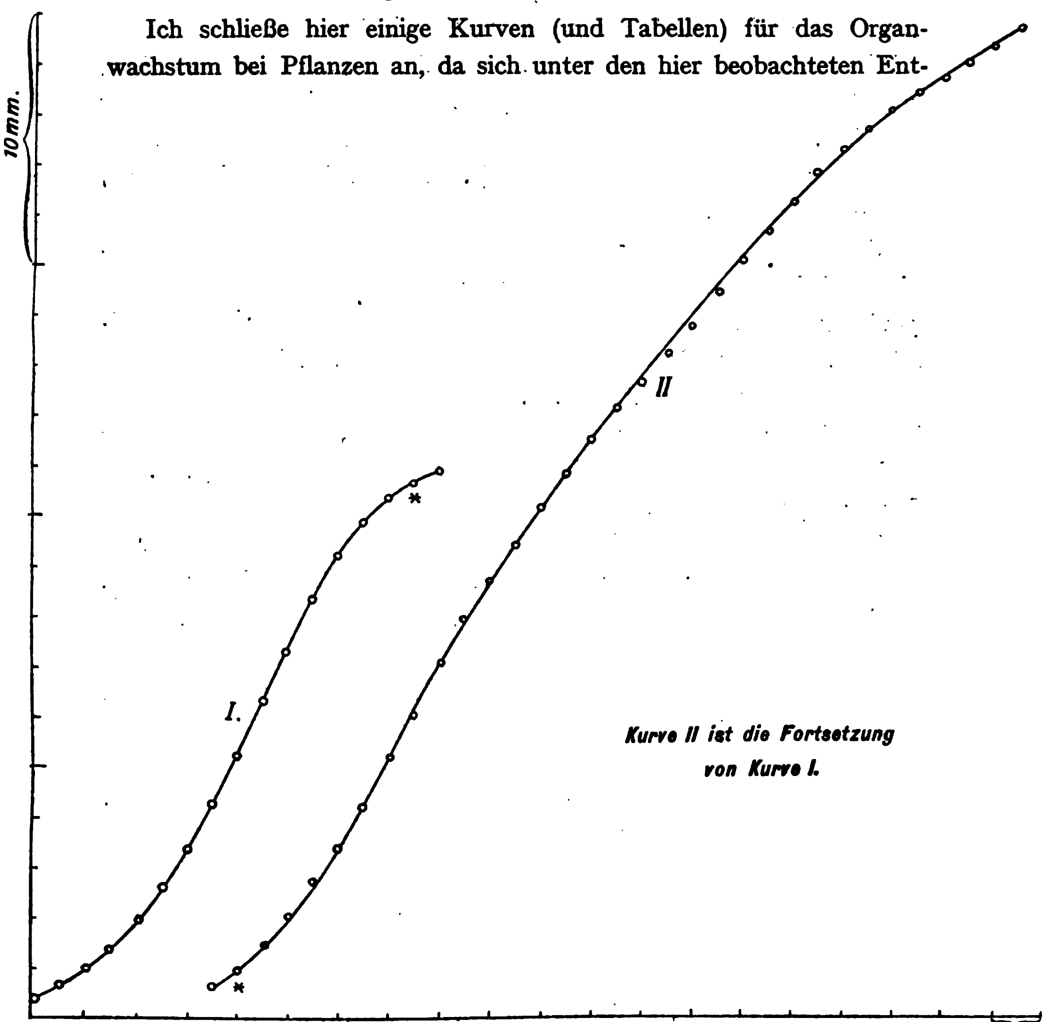


Fig. 28. Autogene Wachstumsoszillationen von Gesneria tubiflora (nach Baranetzky).

wicklungsvorgängen ganz außerordentlich typische Beispiele für den *S*-förmigen Verlauf der Zeitkurve finden. Die allgemeine Tatsache, daß das Wachstum der Pflanzen im Verlaufe desselben beschleunigt wird, ein Maximum erreicht und dann allmählich wieder abnimmt, ist in der Pflanzenphysiologie schon lange bekannt. Sachs führte

für die zeitliche Form dieser Vorgänge den Namen „die große Periode" ein, und seitdem sind sehr mannigfaltige Untersuchungen über die zeitlichen Eigenschaften sehr verschiedener Teilvorgänge der Entwicklung angestellt worden[7]). Fig. 25—27 (Tab. 21—22) zeigen einige solcher Beispiele. Man muß sagen, daß sich unter diesen Kurven Beispiele von wunderbarer Regelmäßigkeit finden (z. B. das Längenwachstum des Bambussprosses).

Sodann muß an dieser Stelle betont werden, daß pflanzliche Organismen bekanntlich in einem noch unvergleichlich größeren Maßstabe periodische Änderungen ihrer Organe aufweisen als wir es bei tierischen Organismen finden. Diese Perioden sind sowohl „autogenen" als „aitiogenen" Charakters d. h. werden sowohl durch vorwiegend innerhalb des Organismus gelegene Bedingungen, als auch durch die periodische Variation eines oder mehrerer äußerer Faktoren (z. B. der Jahreszeit) veranlaßt[8]).

In Fig. 28 (Tab. 23) sind nun einige derartige Perioden und zwar insbesondere wieder ihre progressiven Teile wiedergegeben worden. Es handelt sich dabei um autogene, d. h. bei konstanten Außenbedingungen (spez. in Dunkelheit) verlaufende Wachstumsoszillationen des Sprosses von Gesneria nach Baranetzky. Man muß zugestehen, daß die Kurven (namentlich Kurve I) von ganz außerordentlich regelmäßiger S-Form sind.

Zusammenfassend können wir auch hier sagen, daß die Geschwindigkeit der progressiven Entwicklungsvorgänge sowohl der tierischen als auch der pflanzlichen Organe gemäß S-Kurven verlaufen, resp. daß die allgemeine Kinetik dieser Vorgänge dieselbe ist wie die der Gesamtentwicklung des ganzen Organismus.

C. Pathologisches Wachstum.

An die Erörterung des Organwachstums möchte ich noch einige Bemerkungen anschließen über ein Kapitel der Pathologie, nämlich über das Wachstum der malignen Geschwülste spez. der Krebstumoren. Bekanntlich stellen diese Geschwülste Gewebewucherungen dar, welche unter Umständen ganz ungeheure Dimensionen annehmen können. Ob dieses Wachstum der Geschwülste nun ein begrenztes ist, oder nicht,

darüber kann z. Z. mit Sicherheit nicht entschieden werden. Immerhin ist es a priori von Interesse, die Zeitkurven der Bildung dieser Ge-

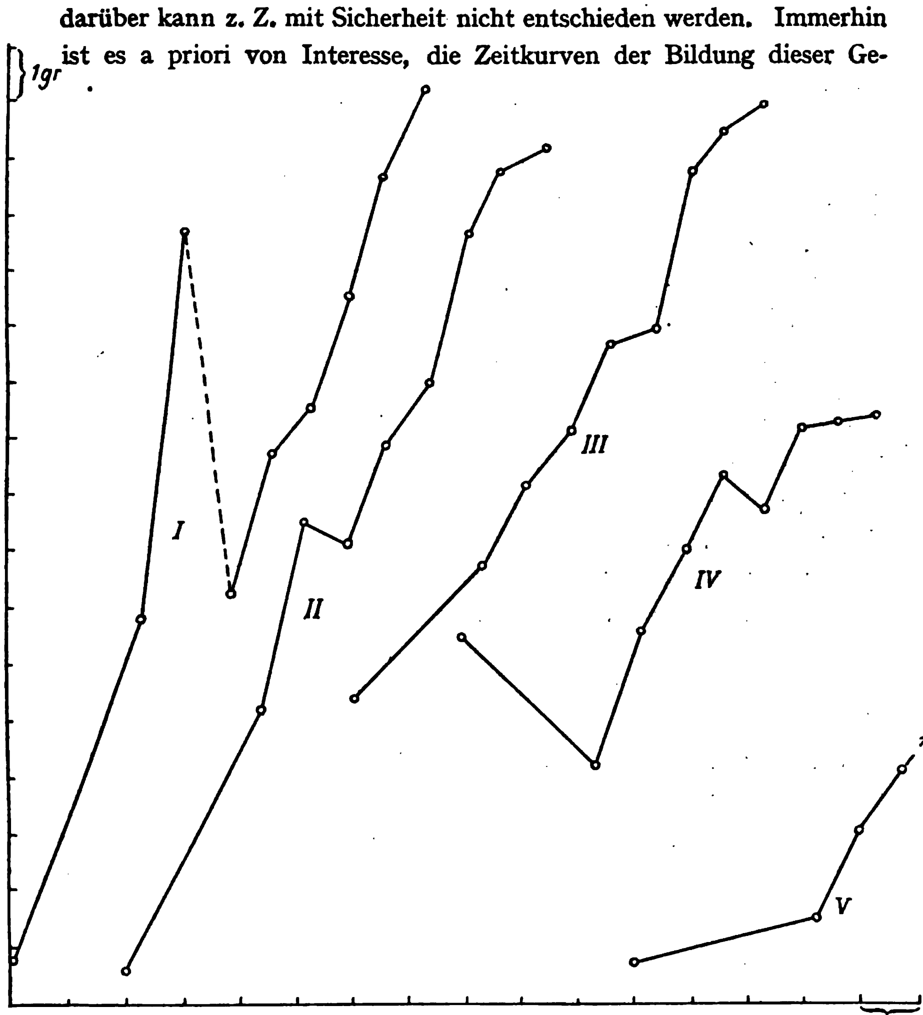


Fig. 29. Gewichtsvermehrung von Tumoren der weißen Maus bei Massentransplantation (nach O. Hertwig u. H. Poll).

schwülste zu konstruieren und mit den Zeitkurven des Organwachstums zu vergleichen.

O. Hertwig und H. Poll haben nun in einer außerordentlich interessanten Arbeit das Wachstum multipler transplantierter Tumoren bei weißen Mäusen untersucht. Fig. 29 (Tab. 24) stellt das Wachstum

derselben bei 5 verschiedenen Exemplaren dar, und zwar sind alle Versuchsreihen der Autoren, soweit sie für das Wachstum der Tumoren selbst in Frage kommen, aufgenommen worden. Das Wachstum wurde gemessen durch die Gewichtsvermehrung der Mäuse. Diese betrug in einzelnen Fällen den Wert des Eigengewichts der Maus selbst. Über die Einzelheiten der Versuche muß ich auf die Arbeit selbst verweisen.

Überblickt man die Kurven, so ergibt sich, daß einige derselben (III, II, IV) ganz ausgesprochene S-Form aufweisen. Insbesondere fällt Kurve III durch ganz außerordentliche Regelmäßigkeit auf. Indessen ist auch in Kurve I und V der Anfangsteil konkav zur Ordinate, das Ende konkav zur Abszisse gekrümmt. Ob die Gewichts verluste in einigen der Kurven in der Tat auf regressive Vorgänge bei der Tumorbildung zurückzuführen sind, erscheint mir sehr zweifelhaft. Ulzerationen haben z. B. regelmäßig einen bedeutenden Gewichtsverlust zur Folge und werden wohl auch in diesen Versuchen nicht vollkommen vermieden worden sein. Sodann sind die allgemeinen Begleiterscheinungen der Krankheit, die in Verminderung der Freßlust und damit des Eigengewichts der Mäuse bestehen, noch mit in Betracht zu ziehen.

Sollten weitere Versuche über die Geschwindigkeit des Tumorwachstums die hier gewonnenen Resultate bestätigen, so würde zunächst folgern, daß das Wachstum der Tumoren unter normalen Umständen, d. h. insbesondere ohne irgendwelche therapeutische Behandlung ein begrenztes ist. Nun sind aber Tumoren, welche während längerer Zeit keine Vergrößerung erfahren und daher als „ausgewachsen" bezeichnet werden können, keineswegs immer von gleicher Größe. Findet aber das Wachstum aller Tumoren gemäß S-Kurven statt, so müssen diesen verschiedenen Endgrößen auch verschiedene Anfangs„bedingungen" oder verschieden große „Keime" entsprechen. Die Verwertung dieser Schlüsse in bezug auf die Theorie der Krebstumoren muß den Pathologen überlassen werden.

Für unsere Zwecke ergibt sich also, daß auch das pathologische Wachstum in gewissen Fällen (multiple Mäusetumoren) gemäß der S-Kurve verläuft.

VIII.

Zellteilung und Eifurchung.

Wenn eine Zelle sich teilt, so können die zwei Tochterzellen sich entweder vollkommen von einander loslösen und ohne Einfluß auf einander weiterexistieren, oder sie können räumlich verbunden bleiben. Den ersteren Fall der Zellteilung finden wir bei den Protozoen; der Typus für die zweite Art ist die Eifurchung. Übrigens ist zum Teil bekannt, zum Teil mit großer Wahrscheinlichkeit anzunehmen, daß die Verknüpfung der Blastomeren nicht nur eine räumliche ist, sondern daß interzellulare Verbindungen zwischen ihnen bestehen. Betrachten wir zunächst die Teilung der Protozoen.

Es ist bekannt, wie ungeheuer schnell sich die Einzelligen vermehren und zwar findet diese Vermehrung nach Potenzen von 2 statt. Würden wir also messen, wie viel Protozoen im Laufe der Zeit aus einem einzigen entstehen, so würden wir eine Kurve erhalten, welche anfangs konkav zur Ordinate (der Anzahl der gebildeten Individuen), sodann aber außerordentlich steil verläuft. Würde die Vermehrung nun in dieser Weise beliebig lange fortdauern, so würde bald eine unmeßbare Zahl von Individuen erreicht werden. Dank den ausgezeichneten Untersuchungen von Maupas und Calkins und R. Hertwig wissen wir nun, daß trotz der besten Lebensbedingungen nicht eine unbegrenzte Vermehrung einer Infusorienkultur stattfinden kann, sondern daß nach einiger Zeit (bei Paramaecium nach etwa 800 Generationen) die Kultur ausstirbt. Man kann, was sehr wichtig und interessant ist, durch veränderte Kulturbedingungen und durch direkte, einfachere chemische Einwirkungen die Lebens- und Vermehrungsfähigkeit der Infusorien für eine Zeit wieder anfachen; indessen versagen allmählich auch diese Einflüsse und die Kultur stirbt aus. Graphisch bedeutet dies aber nichts anderes, als daß nach einiger Zeit die Kurve sich wieder nach rechts wenden muß, da die Vermehrung nach einer bestimmten Zeit wieder langsamer wird, um endlich ganz aufzuhören. Die Kurve muß sogar schließlich horizontal gehen, da eben unendlich viel Zeit bis zu einer weiteren Teilung verfließt.

Es ist nun nicht möglich, die Anzahl der im Laufe der Vermehrung entstehenden Individuen selbst zu zählen, und damit das eigentliche Wachstum der lebenden Substanz der Infusorienkultur graphisch darzustellen. Setzen wir den Fall, daß eine Kultur bis zu ihrem Aussterben 800 Generationen durchläuft, resp. was dasselbe bedeutet, daß ein Infusor sich 800 Mal teilen kann, ehe er seine Teilungsfähigkeit einbüßt, so würden wir am Schlusse der Kulturperiode 2^{800} Infusorien, d. h. eine 241 stellige Zahl erhalten. Wir müssen, um zu übersichtlichen Resultaten zu gelangen, eine andere, abgeleitete Größe für die Größe der Vermehrungsfähigkeit benutzen, und zwar eine solche, welche der Zahl der gebildeten Individuen symbat (gleichsinnig) geht.

Die Vermehrung der Infusorienkultur gemessen nach der idealen Methode, der Anzahl der zur Zeit vorhandenen Individuen, würde dargestellt werden durch den Ausdruck

$$\frac{dN}{dt} = f_1 \qquad (1)$$

wobei *N* die Anzahl der zurzeit vorhandenen Individuen ist. Diese läßt sich nun, wie gesagt, nicht direkt bestimmen. Indessen ist, gleichmäßige Teilung und Erhaltung aller Individuen vorausgesetzt,

$$N = 2^D \qquad (2)$$

wobei *D* die Anzahl der Teilungen darstellt. Diese letztere Zahl kann man im Durchschnitt bestimmen, indem man nach dem Vorgange von Maupas und Calkins die Teilungsfähigkeit einzelner isolierter Individuen als maßgebend für die Teilungsfähigkeit der ganzen Kultur ansieht, eine Annahme, die zweifellos berechtigt ist[9]). Eine Berechnung von *dN* in erster Annäherung wäre also möglich, würde aber zu unbequem großen Zahlen führen.

Eine bequemere und die experimentellen Resultate auch unmittelbarer darstellende Methode besteht darin, daß man nicht die Veränderung der Individuenzahl mit der Zeit, sondern die Veränderung der Teilungs- oder Generationszahl mit der Zeit mißt, gemäß dem folgenden Ausdruck

$$\frac{dD}{dt} = f_2 \qquad (3)$$

Die experimentellen Werte dieses Ausdrucks lassen sich direkt aus den Beobachtungen von Maupas und Calkins entnehmen. Wie die Beziehung (2) zeigt, ist dieser Ausdruck in der Tat symbat dem Ausdruck (1); bei Vergrößerung von *D* vergrößert sich auch *N*, nur natürlich in einem der Beziehung (2) entsprechenden stärkeren Maße. Der ganze Ausdruck selbst stellt unmittelbar die Teilungsgeschwindigkeit dar.

Calkins selbst hat schließlich zur graphischen Darstellung seiner Resultate noch eine dritte, von der zweiten abgeleitete Methode angewandt. Er berechnete die Änderung der Teilungsgeschwindigkeit eines Individuums mit der Zeit. Stellt die Abszisse (wie überall in vorliegender Schrift) die Zeit dar, so veranschaulicht die Ordinate also nicht die Teilungs- oder Generationszahl, sondern die durchschnittliche Größe der Teilungsgeschwindigkeit innerhalb bestimmter gleichgroßer Zeiträume[10]). Den auf diese Weise entstandenen Kurven würden also Geschwindigkeitsgleichungen von der Form

$$\frac{d_2 D}{d t^2} = f_3 \qquad (4)$$

entsprechen. Wie schon oben erwähnt, läßt sich alles in derartigen zweiten Differenzialen und den entsprechenden Kurven Enthaltene schon bereits in den Gleichungen und Figuren von der Form (3) erkennen, so daß diese Methode, meiner Ansicht nach, keine sonderlichen Vorteile bietet.

Man kann nun durch Integration der gemäß Ausdruck (4) berechneten Werte, d. h. in diesem Falle durch sukzessive Addition der Geschwindigkeitswerte die dem Ausdruck (3) entsprechenden Zahlen erhalten, und in dieser Weise sind auch die in Tab. 25 berechneten und in Fig. 30 dargestellten Werte aus den Kurven Calkins erhalten worden.

Die Kurven verlaufen im allgemeinen sehr gestreckt, zeigen aber dennoch unverkennbar die *S*-Form. I und II stellen zwei „große" (ungefähr 6 monatliche) Perioden, III und IV zwei „kleine" (ungefähr 3 monatliche) Perioden dar. —

Bleiben die Zellen nach der Teilung miteinander in räumlicher Verbindung, so erhalten wir die allgemeinste Form des Gewebewachs-

tums. Als einfachster und experimentell am leichtesten beobachtbarer Fall ist die Furchung des Eies anzusehen, und dementsprechend

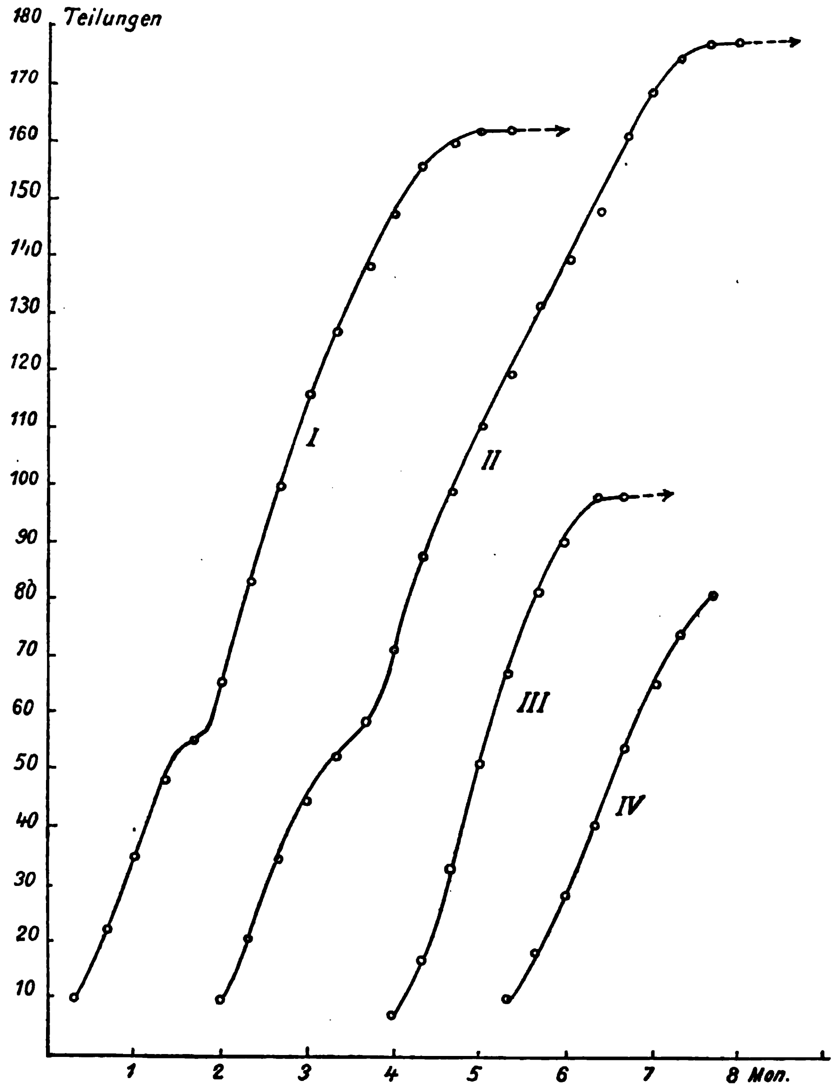


Fig. 30. Teilungsgeschwindigkeit von Paramaecium caudatum (nach Calkins).

bringt Fig. 31 (Tab. 26) die Furchungsgeschwindigkeit des Seeigeleies (Strongylocentrotus) nach Rh. Erdmann [11]). Die Kurven zeigen

nur den Anfang des Vorgangs (bis zum späten Blastulastadium), da in späteren Stadien ein Zählen der Zellen nicht mehr möglich und auch eine Berechnung sehr unsicher ist. Man weiß aber, daß bei Eintritt der höheren morphologischen Differenzierungen, Gastrulation, Skelettbildung usw. einzelne Zellgruppen sich nicht mehr resp. nur sehr langsam teilen, so daß die Kurve sich später ebenfalls nach rechts biegen muß. Im übrigen veranschaulichen die Kurven den schon seit O. Hertwigs Untersuchungen bekannten Einfluß der Temperatur auf die Geschwindigkeit der Eifurchung.

Weiterhin folgen noch einige weitere Figuren, welche unter Benutzung von Zahlen Erdmanns hergestellt worden sind und welche die Geschwindigkeit einiger Einzelvorgänge bei der Eifurchung des Seeigels repräsentieren.

Mit der Wiedergabe und Besprechung derselben greifen wir in gewissem Sinne einem der folgenden Abschnitte, welcher sich auf die „physiologisch-chemischen“ Teilvorgänge der Entwicklung bezieht, voraus. Indessen sind die Zusammenhänge zwischen Chemie und Morphologie wahrscheinlich in keinem anderen Gebiet der Morphologie so eng und relativ einfacher Natur wie gerade in der inneren Morphologie der Zelle. Dies geht z. B. daraus hervor, daß Begriffe wie „Nuclein“ und „Chromatin“ gleichzeitig in chemischem und morphologischem Sinne gebraucht werden.

Fig. 32 (Tab. 27) zeigt nun das Wachstum der Kernvolumina und zwar sind als Ordinaten stets die Summen aller in dem betreffenden Stadium vorhandenen Kerne eingetragen, d. h. also im Zweizellenstadium zweimal das Volumen des einzelnen Blastomerenkerns, im Vierzellenstadium vier Mal das Volumen des betreffenden Blastomerenkerns usw. Die Kurven stellen also das Wachstum des Kernmaterials innerhalb des ganzen sich entwickelnden Organismus dar. Nebenbei bemerkt wird das Volum eines Zellkerns im Verlaufe der Furchung beträchtlich kleiner, ein Befund, der entgegengesetzt zu einer bekannten Annahme Boveris ist[12]). Die Kurven zeigen nun zwar im zweiten Teile einen Anstieg, sind aber sonst sehr unregelmäßig. So nehmen sie zunächst beträchtlich ab; ferner ergibt sich, daß die Kurve für die Wärmekultur zu unterst, die für die Kältekultur fast

zu oberst verläuft. Nun wissen wir aber, daß nicht nur alle chemischen Vorgänge, sondern auch alle bisher darauf untersuchten physiologischen Prozesse bei höherer Temperatur schneller verlaufen als bei niederer, vorausgesetzt daß die Temperatur eine gewisse optimale Höhe nicht überschreitet. Die von Rh. Erdmann angewandten Temperaturen bewegen sich indessen durchaus unterhalb der maximalen Temperatur und innerhalb normaler Temperaturbedingungen für die Entwicklung. Die wiedergegebenen Kurven über die Vermehrung der gesamten Kernmasse zeigen also ein ganz anomales Verhalten.

Indessen ist zu erwägen, daß der Kern speziell der der Seeigelblastomeren erstens nicht aus einer einzigen einheitlichen chemischen Substanz und zweitens nicht nur aus Substanzen in fester resp. morphologisch beständiger Form besteht. Bekanntlich ist der Kern viel mehr ein Bläschen mit wechselnd deutlich nachweisbarer Kernmembran, welches außer den festen oder morphologisch differenzierbaren Chromatin usw. -Bestandteilen auch noch Flüssigkeit, den sogenannten Kernsaft, enthält. Es ist von vornherein sehr möglich, daß dieser Flüssigkeitsgehalt des Kernes wechseln kann, und vor allen Dingen, daß die Imbibitionsfähigkeit des Zellplasmas und des Kerns verschiedene Temperaturkoeffizienten haben, so daß bei Erhöhung der Temperatur aus physikalisch-chemischen Gründen Flüssigkeit aus dem Kern an das Zellplasma abgegeben würde. Man könnte dies vielleicht am günstigsten an unreifen Eiern, welche bekanntlich einen großen flüssigkeitsreichen Kern, das „Keimbläschen“, besitzen, entscheiden, indem man die Eier in verschiedene Temperaturen bringt, wobei man Sorge trägt, daß die Reifung durch Entziehung z. B. von OH-Jonen zunächst verhindert oder doch hinausgeschoben wird. Man sollte sodann erwarten, daß etwaige Volumänderungen des Keimbläschens infolge von Temperaturvariationen reversibler Natur wären. Auch R. Hertwig macht bereits an mehreren Stellen [18]) auf die wahrscheinlich wechselnde Imbibition des Kernes aufmerksam. Jedenfalls geht aus diesen Erwägungen hervor, daß die Veränderungen des gesamten Kerns während der Entwicklung komplexer Natur und insbesondere nicht nur „rein“ chemischer Natur sind.

Als einen besonders günstigen Umstand muß man es nun bezeich-

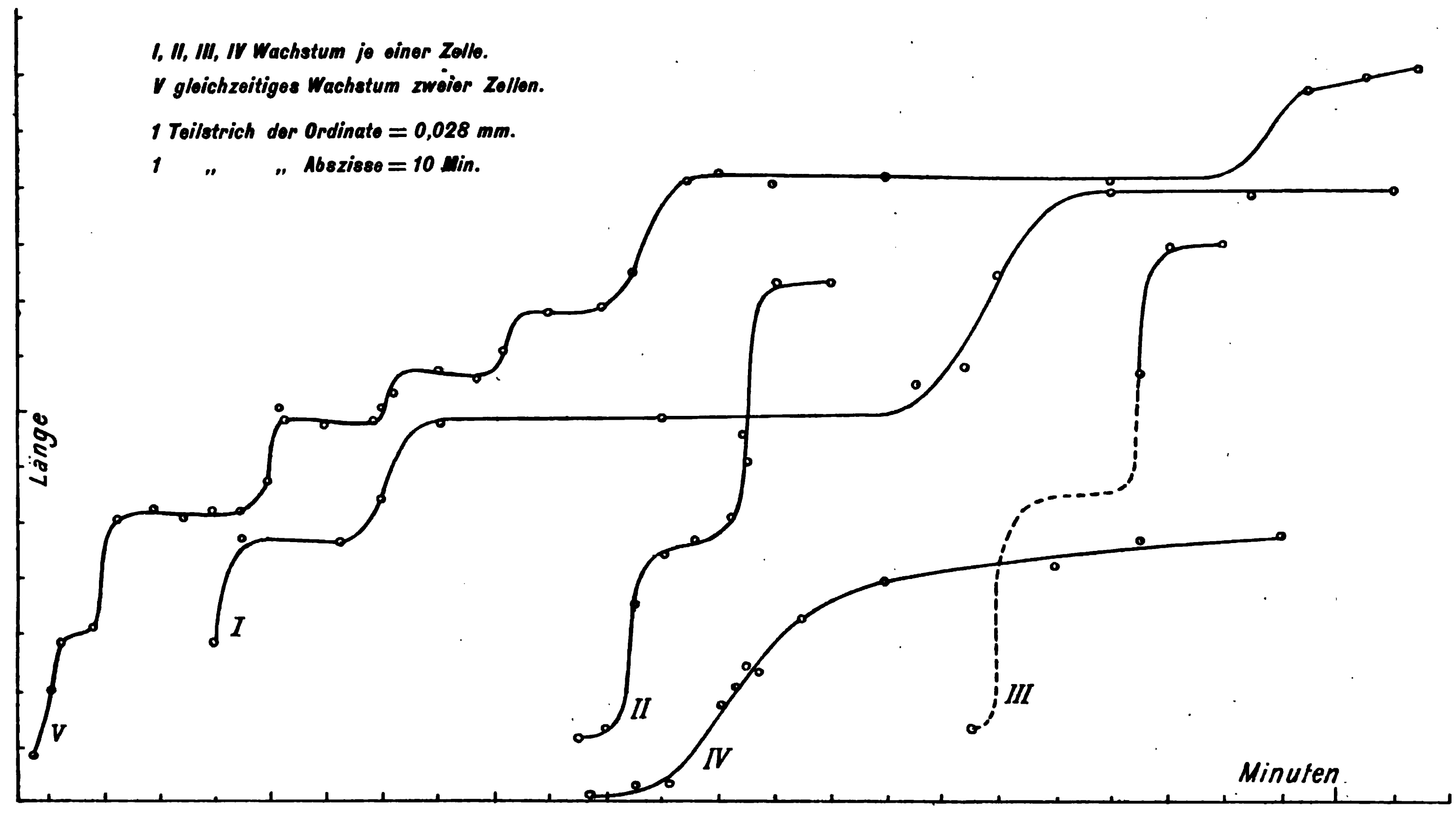


Fig. 34. Längenwachstum der Zellen von Spirogyra (nach Hofmeister).

nen, daß das feste Material des Keimes, das Chromatin, wenigstens in gewissen Stadien eine einfachere und regelmäßige Form annimmt, so daß eine quantitative Bestimmung des gesamten Chromatins des Kerns möglich wird. Dies ist in dem Stadium der Fall, in welchem sich das Chromatin zu den Chromosomen umdifferenziert. Boveri [14]) hat bekanntlich angenommen, daß die Chromosomengröße eine konstante ist. Durch die unter R. Hertwigs Leitung ausgeführten Messungen von Rh. Erdmann ergibt sich nun, daß diese Annahme durchaus irrig war. Wie das Kernvolum, so nimmt auch das Chromosomvolum im Verlaufe der Furchung ganz beträchtlich ab. Bildet man indessen wieder die Summe aller Chromosomvolumen resp. multipliziert man das Volum eines Chromosomens mit der Anzahl der vorhandenen Zellen, [15]) so erhält man die Fig. 33 (Tab. 27). Es zeigt sich also zunächst, daß das Chromatinwachstum im eigentlichen Sinne (im Gegensatz zur Vermehrung der gesamten Kerne) streng gemäß einer *S*-Kurve verläuft. Sodann findet sich auch wieder die Reihenfolge und Gestalt der Kurven für verschiedene Temperaturen, wie wir sie unter der Annahme erwarten sollten, daß die Chromatinbildung wie jeder andere chemische Prozeß durch Temperaturerhöhung (innerhalb bestimmter Grenzen) beschleunigt wird. In einem späteren Abschnitt wird auf diesen Temperatureinfluß noch näher eingegangen werden.

IX.

Entwicklungsvorgänge der einzelnen Zelle.

Vorgänge dieser Art sind bisher sehr selten untersucht worden. Von Hofmeister ist das Wachstum von Spirogyrazellen, Fig. 34 (Tab. 28), von Popoff die Größenzunahme des Plasmas und des Kerns zwischen zwei Teilungen bei einem Infusor gemessen worden (Fig. 35 bis 36). Das Wachstum der Spirogyrazelle zeigt nach Pfeffer typische Oszillationen. Stellt man das Wachstum graphisch dar, so ergibt sich, daß jede einzelne Oszillation gemäß einer typischen *S*-Kurve verläuft. Fig. 34, V stellt das gleichzeitige Wachstum zweier Zellen dar; natürlich greifen die Oszillationen der einzelnen Zellen ineinander über, so

daß eine kompliziertere Figur entsteht als bei der Darstellung des Wachstums einer einzigen Zelle.

Was die Grössenzunahme des Plasmas und des Kerns des Infusors anbetrifft, so fällt zunächst die große Ähnlichkeit der Kernwachstumskurve mit den Kernkurven des Seeigeleies auf. Man vergleiche insbesondere die Kurven für die „Normal-“ und „Wärmekultur“ mit der Zeichnung Popoffs. In allen 3 ist in der Mitte ein sekundäres Maximum resp. ein sekundärer „Buckel“ zu konstatieren. Leider ist es nicht möglich, in entsprechender Weise die Vermehrung des Chromatins bei

A bei 14° C., B bei 25° C.

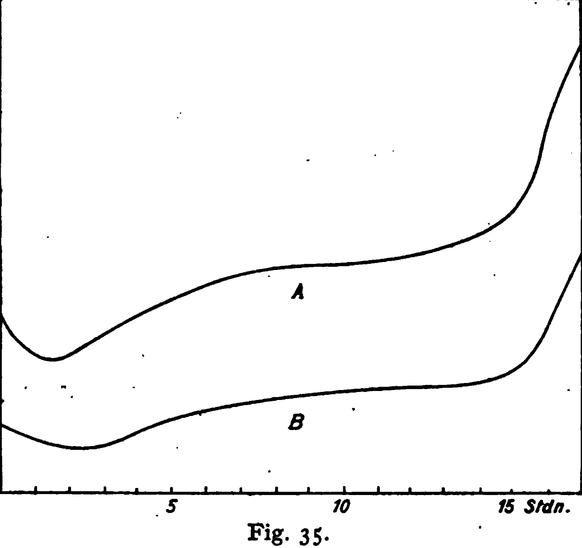


Fig. 35.
Volumvergrößerung des Kerns von Frontonia leucas zwischen einem Teilungsintervall (nach Popoff).

A bei 14° C., B bei 25° C.

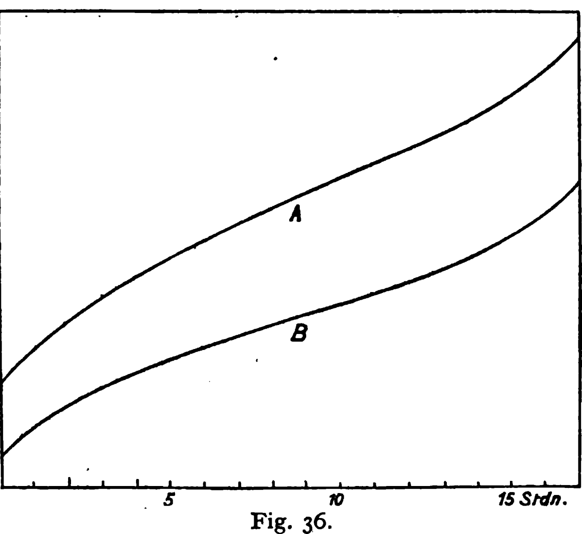


Fig. 36.
Volumvergrößerung des Protoplasmas von Frontonia leucas zwischen einem Teilungsintervall (nach Popoff).

dem Infusor zu messen, da das Chromatin hier nicht in morphologisch differenzierter meßbarer Form auftritt. Wahrscheinlich würde sich, falls eine Berechnung des eigentlichen Chromatins möglich wäre, ergeben, daß der unregelmäßige Anfangsteil der Kurve ebenfalls durch einen größeren Flüssigkeitsinhalt des Kerns unmittelbar nach der Teilung bedingt wird. — Über die Wachstumskurven des Plasmas läßt sich nichts Bestimmtes aussagen, namentlich da bisher die Originalarbeit Popoffs noch nicht erschienen ist[16]). Die zweite Hälfte zeigt einen *S*-förmigen Anstieg.

X.

Entwicklungsvorgänge physiologisch-chemischer Art.

Das außerordentlich reiche und für die Analyse der Entwicklung so überaus wichtige Gebiet der chemischen und physiologisch-chemischen Änderungen, welche der sich entwickelnde Keim durchmacht, ist z. Z. nur in sehr geringfügigem und ungleichmäßigen Maße bearbeitet worden. Dies ist um so verwunderlicher, weil die Methodik doch in vielen Fällen eine sehr einfache ist und Material sehr verschiedener Art bequem zur Verfügung steht. Während chemische Analysen erwachsener Tiere in recht großer Zahl ausgeführt worden sind, (siehe Fürth: Chem. Physiologie der niederen Tiere, Jena, 1903), sind insbesondere Analysenreihen sich entwickelnder Organismen selten. In der pflanzenphysiologischen Literatur finden sich allerdings eine große Anzahl von Analysen speziell von Keimlingen auf verschiedenen Entwicklungsstadien. Indessen hat sich das Interesse der physiologischen Chemie der sich entwickelnden Pflanzen hauptsächlich auf die qualitativen Änderungen, welche der Stoffwechsel bei der Entwicklung erleidet, erstreckt. Quantitative Messungen über die Geschwindigkeit derartiger Änderungen, wobei besonders auch die Geschwindigkeiten der Stoffwechselvorgänge unter normalen Entwicklungsbedingungen in Frage kämen, habe ich in nur sehr beschränktem Maße finden können[17]).

Es wäre sehr zu wünschen, daß die künftige Wissenschaft sich dieser Probleme eingehender annehmen würde, um damit der allgemeinen

Physiologie der Entwicklung ganz außerordentlich wichtige Hilfsmittel zur Analyse des Entwicklungsgeschehens in die Hand zu geben. Ist es die Aufgabe der Entwicklungsphysiologie die Erscheinungen ihres Gebietes so weit als möglich auf physikalische und chemische Wirkungsweisen zurückzuführen, so erscheint es fast verwunderlich, daß im Vergleich zur deskriptiven Morphologie der Entwicklung speziell zu einer deskriptiven Chemie derselben (wenigstens der tierischen Entwicklung) nur ganz vereinzelte Ansätze vorhanden sind. Ein Studium der zeitlichen Eigenschaften dieser chemischen Teilvorgänge der Entwicklung würde wahrscheinlich für die Analyse der Entwicklung von noch größerer Bedeutung sein als die Wichtigkeit, welche die chemische Kinetik für die Charakterisierung anorganismischer chemischer Reaktionen besitzt.

Von Pfeffer wird in der Pflanzenphysiologie unterschieden zwischen Baustoffen und Betriebsstoffen resp. zwischen Bau- und Betriebsstoffwechsel. Es ist ersichtlich, daß für die vorliegenden Zwecke insbesondere die ersteren Vorgänge in Betracht kommen. Im Folgenden sind nun die Geschwindigkeitskurven und Tabellen einiger derartiger Vorgänge wiedergegeben worden. Es ist nicht unmöglich, daß sich speziell in der pflanzenphysiologischen Literatur, in welche ich nur einen beschränkten Einblick besitze, Messungsreihen finden, welche vielleicht noch typischere Bilder ergeben.

Fig. 37 (Tab. 29) stellt die postembryonale Fettvermehrung des Karpfens (nach Reuss) dar. Die wenigen Messungen zeigen immerhin deutlich, daß die Geschwindigkeit der Fettvermehrung im jugendlichen Alter zunimmt, ein Maximum erreicht, und dann wieder abnimmt. (Man vergleiche die Winkel der 3 Teilstücke der Kurve.) — Es finden sich in der Literatur noch einige Messungen an anderen Wirbeltieren (Hund, Kaninchen) z. B. über das relative Skelettgewicht usw. (E. Voit: Z. f. Biologie Bd. 16, 55 ff), den Lezithingehalt der Muskeln von Kalbsembryonen verschiedener Länge (Jacubowitsch: Arch. f. Kinderheilk. Bd. 14, 355) usw. usw. Alle diese Messungen geben aber nur über die qualitativen stofflichen Änderungen mit dem Alter Aufschluß, lassen sich aber leider nicht in bezug auf die Frage nach der Kinetik dieser Vorgänge verwenden.

Direkt vorbildliche Untersuchungen zur deskriptiven Biochemie der Entwicklung verdanken wir Luciani und Lo Monaco. Fig. 38 (Tab. 30) zeigt zunächst den Gaswechsel im sich entwickelnden Ei des Seidenspinners. Daran anschließend folgt Fig. 39 (Tab. 31), welche die CO_2 Abgabe der Räupchen des Seidenspinners während ihrer postembryonalen Entwicklung darstellt. Die Gaskurven des sich entwickelnden Eies repräsentieren augenscheinlich die erste Hälfte einer *S*-Kurve. Leider sind die Räupchen unmittelbar nach dem Ausschlüpfen so zart, daß eine Untersuchung des Gaswechsels während der ersten Tage nach dem Ausschlüpfen nicht ausgeführt werden konnte. Fig. 39 zeigt nun, daß auch die Kohlensäureabgabe der sich entwickelnden Räupchen dieselben periodischen Variationen zeigt wie die Gewichtsvermehrung der Räupchen, vielleicht mit dem Unterschied, daß hier die regressiven Teilvorgänge während der Häutungen bedeutend ausgesprochener sind. Auch der Eintritt der Verpuppung wird durch einen kräftigen Abfall der Kohlensäureabgabe charakterisiert. Fig. 40 (Tab. 32) zeigt endlich die Stickstoffvermehrung im Körper der Seidenraupen während ihrer postembryonalen Entwicklung. Auch hier ergeben sich dieselben den Häutungen coordinierten Perioden wieder. Ganz besonders auffällig ist der ungemein steile Aufstieg der letzten Periode. Dieser Aufstieg wird nach den interessanten Untersuchungen der italienischen Forscher dadurch verursacht, daß während der letzten Periode die Spinndrüsen der Raupen ihre gewaltige Entwicklung durchmachen. Bekanntlich ist das Sekret derselben, die Seide, ein ziemlich stickstoffreiches Produkt und insbesondere stickstoffreicher als der übrige Körper der Raupen. Dementsprechend konnten Luciani und Lo Monaco auch feststellen, daß die Stickstoffausnutzung der gefressenen Blätter durch die Raupen während dieser letzten Periode im Vergleich zu ihrem Wert in den früheren Perioden ganz gewaltig stieg. (Weitere Einzelheiten müssen in den Originalabhandlungen eingesehen werden.) Der außerordentlich rapide Abfall des Stickstoffgehaltes während der Verpuppung ist einleuchtend, da die Kokons natürlich nicht bei der Analyse einbezogen wurden [18]).

Sodann sind in diesem Zusammenhang zu erwähnen die Änderungen der organischen Substanz und des Aschengehaltes der wachsenden

Kaulquappen (Fig. 13), sowie die Chromatinvermehrung während der Eifurchung.

In den folgenden Figuren ist der Gasstoffwechsel von Weizenkeimlingen dargestellt. Fig. 41 (Tab. 33) zeigt den stündlichen Sauerstoffverbrauch (nach A. Mayer), Fig. 42 (Tab. 34) die Kohlensäureproduktion nach Rischavi. Beide Figuren stellen typische *S*-Kurven dar.

XI.

Zusammenfassung und Analyse.

1. Ich hoffe, daß das Ergebnis, zu welchem ich gelangen möchte, sich von selbst aus dem allgemeinen Aussehen der vorgeführten Kurven ergibt. In Worten ist dies Ergebnis ungefähr folgendes:

Der zeitliche Verlauf der hier vorgeführten progressiven Teilvorgänge der Entwicklung hat durchaus einen einheitlichen Typus: Die Geschwindigkeit des betreffenden Vorgangs beginnt mit einem niedrigen Werte, wächst mit dem Fortschreiten des Vorgangs und nimmt gegen Ende desselben wieder ab; mit anderen Worten der Kurven-Typus für diese Vorgänge ist die *S*-Form. Diese Folgerung bezieht sich auf progressive Teilvorgänge der postembryonalen, larvalen und fötalen Entwicklung, der Entwicklung tierischer und pflanzlicher Organe, einschließlich gewisser Fälle pathologischen Wachstums, auf die Vorgänge der Zellteilung und Eifurchung nebst den sie begleitenden Kern- und Chromatinänderungen, ja auf die Änderungen innerhalb einer einzigen Zelle selbst, sowie auf eine Anzahl chemischer Teilvorgänge der Entwicklung. Hervorheben möchte ich sodann, daß ich bisher keine zusammenhängende und eindeutige Messungsreihe eines progressiven Entwicklungsvorganges gefunden habe, welche nicht dieses Schema hätte erkennen lassen. Ich will aber nicht in Abrede stellen, dass vielleicht progressive Entwicklungsvorgänge gefunden werden können, welche nach einem andern Zeitschema verlaufen. Indessen darf man angesichts der vorgeführten Kurven behaupten, daß der Typus dieser Vorgänge jedenfalls der durch die *S*-Kurve dargestellte ist.

Man kann nun hervorheben, daß die eben gezogene Folgerung nur eine allgemein bekannte Eigenschaft aller Entwicklungsvorgänge ausdrückt, die jeder aus eigener Erfahrung kennt. So sagt Pfeffer bei der Besprechung der großen Wachstumsperiode der Pflanzen: „Es gilt dieses übrigens ebenso für die Entwicklung der Pflanzen, wie für die Entwicklung des Menschen, dessen geistige und körperliche Fähigkeiten mit der allmählichen Ausbildung in irgend einer Periode des Lebens zu dem Höhepunkt gelangen.“ Indessen ist der weite Geltungsbereich einer Gesetzmäßigkeit nicht ein Mangel derselben, sondern vielmehr ein Grund, die Anwendungsfähigkeit des Gesetzes möglichst eingehend zu untersuchen. Daß übrigens nicht alle Einzelheiten der Entwicklung von dieser Gesetzmäßigkeit beherrscht werden, zeigt schon das Vorhandensein regressiver Teilvorgänge.

Es ist vielleicht nicht unzweckmäßig, Vorgänge, welche die angegebenen zeitlichen Eigenschaften haben, mit einem besonderen Namen zu bezeichnen, da die Beschreibung dieser Eigenschaften bei häufigem Gebrauche etwas umständlich ist und andererseits in der Kinetik der Entwicklung, wie ersichtlich, vielfach von diesem Vorgangstypus Gebrauch gemacht werden muß. In der allgemeinen Chemie bezeichnet man die häufigste und bekannteste Klasse beschleunigter Vorgänge als katalytische Reaktionen, sich selbst beschleunigende Reaktionen, welche also mit kleinen Geschwindigkeiten anfangen, ihre Geschwindigkeit bis zu einem Maximum vergrößern, dann allmählich abklingen, als autokatalytische. Nun sind aber die Entwicklungsvorgänge nicht so ohne weiteres und ausschließlich den chemischen Vorgängen gleichzusetzen, und ein autokatalytisches Längenwachstum z. B. wäre eine ganz verfehlte Begriffsbildung. Wir haben daher einen allgemeineren Namen zu wählen und ich schlage vor, allgemein Vorgänge, welche eine Beschleunigung erfahren, als katakinetische, solche aber, die sich in der angegebenen Weise selbst beschleunigen, als autokatakinetische Vorgänge zu bezeichnen. Ich hebe hervor, daß diese Namen keinerlei Voraussetzungen über die Natur dieser Vorgänge enthalten, sondern sich nur auf die zeitlichen Eigenschaften beziehen. —

2. Die Aufgabe der deskriptiven Entwicklungslehre ist nun mit der Feststellung dieser Tatsache beendet; die analytische Entwick-

lungswissenschaft setzt hier erst ein. Auch der endgültige Zweck der bisherigen Ausführungen ist ein analytischer. Es interessiert uns zu wissen, welcher Art im einzelnen die autokatakinetischen Vorgänge sind, welche die Entwicklung zusammensetzen, und insbesondere ob und in wie weit sich autokatakinetische physikalisch-chemische und chemische Vorgänge im Entwicklungsgeschehen isolieren und wiedererkennen lassen. In derselben Weise wie man aus den zeitlichen Eigenschaften chemischer Reaktionen Schlüsse auf andere Eigentümlichkeiten der Reaktionen ziehen kann, besteht die Hoffnung und die Aussicht, daß sich auch aus den zeitlichen Eigenschaften der Entwicklungsvorgänge Folgerungen inbezug auf andere Seiten des Entwicklungsgeschehens, welche sich bei der bisherigen Analyse nicht hatten fixieren lassen, ergeben.

Bei näherer Betrachtung erscheinen besonders zwei Gruppen von Zeitvorgängen der Entwicklung einer derartigen Analyse zugänglich.

Es ist bekannt, daß bei der Gewichts- und Volumvermehrung wachsender pflanzlicher und tierischer Organismen das Wasser eine hervorragende Rolle spielt. Nachdem schon J. Loeb auf Grund des Einflusses der osmotischen Beziehungen zwischen dem Außenmedium und den Körpersäften wachsender Organismen auf die Wichtigkeit gerade dieses Faktors hingewiesen hat, ist von Davonport und Schaper direkt eine Analyse des Wassergehalts wachsender Kaulquappen unternommen worden. Oben ist bereits die Kurve, welche die Schaperschen Resultate darstellt, wiedergegeben worden (Fig. 13 und Tab. 9). Sie zeigt, daß bei relativ sehr geringfügigen progressiven Änderungen der organischen Stoffe sowie des Aschengehalts eine absolut wie relativ ganz ungeheure Wasserzunahme im Laufe der Entwicklung stattfindet. Ein ganz entsprechendes Verhalten findet, wie Fig. 14 u. 15 (Tab. 10 u. 11) zeigt, beim Quellen pflanzlicher Samen statt. Man kann in der Tat vermuten, daß beiderlei Vorgänge gemeinsame Ursachen haben werden.

Es ist natürlich am nächstliegendsten, die Wasseraufnahme derartig sich entwickelnder Organismen mit der Wasseraufnahme anorganismischer Systeme zu vergleichen, und insbesondere die Quellungserscheinungen hochkonzentrierter Emulsionskolloide z. B. der Gelatine,

Stärke usw. zur Analyse herbeizuziehen. Man könnte denken, daß die junge aus dem Ei schlüpfende Kaulquappe zu einem sehr großen Prozentsatz Stoffe enthält, welche ähnlich wie Gelatine mit einem beträchtlichen Quellungsvermögen begabt sind. Daß derartige Stoffe in der Tat wenigstens vorhanden sind, geht daraus hervor, daß eingetrocknete junge Kaulquappen, wenn man sie wieder in Wasser bringt, in der Tat beträchtlich an Gewicht und Volumen zunehmen. Ich habe eine Anzahl derartiger Versuche angestellt und werde bei anderer Gelegenheit über sie berichten.

Bestände die Wasseraufnahme der jungen Kaulquappen sowie des keimenden Samens direkt und ausschließlich in der physikalisch-chemischen Quellung der im Keim enthaltenen Kolloide, so wäre zu erwarten, daß die Zeitkurven der ersteren Vorgänge identisch sind mit den Quellungskurven anorganismischer Emulsionskolloide, also z. B. mit der Wasseraufnahme eines Stückes Gelatine. Dies ist nun keineswegs der Fall. Wie von Hofmeister, Pauli usw. gezeigt wurde, und wie ich in eignen Untersuchungen wiederholt habe bestätigen können, verläuft die Quellung z. B. einer Leimplatte gemäß einer zur Zeitachse konkaven, hyperbolischen Kurve. In keinem Falle, auch bei den kürzesten meßbaren Quellungszeiten, findet ein anfänglicher Aufstieg, wie er für die hier wiedergegebenen Gewichtskurven von Organismen charakteristisch ist, statt. Direkt vergleichbar sind also Kolloidquellung und Wasseraufnahme wachsender Organismen nicht.

Nun ist aber zu berücksichtigen, daß neben der Wasseraufnahme auch noch andere Vorgänge und besonders chemische Synthesen in den wachsenden Organismen vorsichgehen, wie dies z. B. in der von Schaper beobachteten Neubildung organischer Substanz und Vermehrung des Aschengehalts bei Kaulquappen zutage tritt. Es liegt nahe, zu vermuten, daß bei dieser Synthese auch eine Vermehrung quellungsfähiger Substanzen sowie überdies eine Erhöhung des osmotischen Drucks innerhalb des Organismus stattfindet. Aus der Zunahme dieser zwei Faktoren kann nun sehr wohl die *S*-förmige Gestalt der genannten Kurven abgeleitet werden. Eine andere Möglichkeit besteht noch darin, daß das Wasser die Membranen der Keime zu durchdringen hat und daß diesem Vorgang zu Anfang der Quellung besondere

Hindernisse entgegenstehen. Dies ist bekanntlich bei vielen keimenden Samen zweifellos der Fall. Es besteht nun die Aufgabe, durch Konstruktion z. B. anorganismischer Kolloidgebilde, deren Quellung die in Frage kommenden zeitlichen Eigenschaften besitzt, oder aber durch Quellungsversuche eingetrockneter Kaulquappen verschiedenen Alters usw. die geschilderten Teilvorgänge der Entwicklung in ihre einfacheren physikalisch-chemischen Faktoren zu zerlegen. Für die Konstruktion anorganismischer Modelle lassen sich mehrere Prinzipien verwenden, von denen vielleicht das aussichtsreichste dasjenige über den entgegengesetzten Einfluß verschiedener Salze auf die Quellung der Kolloide ist. Man kann z. B. durch Diffusion eines Salzes in ein Stück quellende Gelatine, welches vor dem Trocknen mit einem anderen getränkt worden war, ein drittes Salz entstehen lassen, welches im Gegensatz zu den ersten beiden quellungsfördernd sein kann. Entsprechend der eindiffundierten Menge des ersten Salzes würde sich dieser „Quellungsbeschleuniger" in immer größerer Menge bilden bis das Quellungsmaximum unter den bezeichneten Bedingungen erreicht wäre. Der analytische Zweck dieser Untersuchungen würde mit andern Worten der sein, die in Frage kommenden Entwicklungsvorgänge als „autokatakinetische Quellungserscheinungen" zu charakterisieren.

3. Sodann möchte ich auf eine andere Gruppe von Teilvorgängen der Entwicklung hinweisen, welche aus natürlichen Gründen einer Analyse in einfacheren Wirkungsweisen am leichtesten zugänglich erscheinen. Es sind dies die besonders in Abschnitt X erwähnten Aufnahmen, Vermehrungen, Umsetzungen usw. bestimmter chemischer Stoffe. (Stickstoffvermehrung und CO_2-Ausscheidung der Seidenraupen, postembryonale Fettvermehrung des Karpfens, Kohlensäureausscheidung und Sauerstoffverbrauch der Weizenkeimlinge und insbesondere die Chromatinvermehrung bei der Zellteilung. Ferner kann auch die periodische Vermehrung des Keimzellenmaterials, z. B. beim Lachs als einheitlicher chemischer Vorgang aufgefaßt werden) [19].

Würden wir nun diese Kurven einem Physikochemiker zeigen, vielleicht ohne zu sagen, unter welchen Bedingungen diese autokatakinetischen Stoffbildungen stattgefunden haben, so würde er sehr wahrscheinlich ohne weiteres die Reaktionen als autokatalytische

charakterisieren. Zu dieser Charakterisierung liegt um so mehr Grund vor, weil wir wissen, daß eine außerordentlich große Zahl, ja vielleicht die meisten aller chemischen Vorgänge im Organismus katalytischer, nämlich fermentativer Natur sind. Es ergibt sich damit die Aussicht, wenn nicht geradezu die Wahrscheinlichkeit, daß zunächst die einfachen chemischen Teilvorgänge der Entwicklung als autokatalytische erkannt und definiert werden können. Bisher sind ausschließlich nur die häufigsten katalytischen oder fermentativen Reaktionen, bei welchen im allgemeinen die Reaktionsgeschwindigkeit im Verlaufe der Reaktion stetig abnimmt, untersucht worden, und zwar vorwiegend im ausgewachsenen Organismus. Diese gewöhnlichen Katalysen scheinen bei der Erhaltung des Stoffwechsels die Hauptrolle zu spielen. Umgekehrt läßt die Tatsache, daß die meisten und wichtigsten Teilvorgänge der Entwicklung autokatakinetisch verlaufen, vermuten, daß für diese Klasse von Lebenserscheinungen Katalysen von der besonderen Form der Autokatalyse charakteristisch sind. Die Physiologie des Baustoffwechsels wird also in ganz besonderem Maße ihr Augenmerk auf autokatalytische Vorgänge zu richten haben.

Der Nachweis, daß diese autokatakinetischen stofflichen Vorgänge während der Entwicklung in der Tat autokatalytische sind, kann auf mehrfache Weise geführt werden. Der zwingendste Beweis für die autokatalytische Natur eines chemischen Teilvorganges der Entwicklung würde darin bestehen, daß man den Autokatalysator der betreffenden Reaktion, d. h. einen Stoff, welcher die betreffenden Vorgänge beschleunigt resp. praktisch vielleicht hervorruft, nachweist. Gleichzeitig wäre es erforderlich, auf irgend einem analytischen Wege die Vermehrung dieses Stoffes während der Entwicklung festzustellen. Diese hier in Frage kommenden Katalysatoren werden zweifellos in der Hauptsache Fermente, vielleicht aber auch spezifische Jonen (z. B. H- oder OH-Jon) sein. Untersuchungen dieser Art wären von höchstem Interesse für die autokatalytische Analyse der Entwicklungsvorgänge. Zur Zeit sind aber über das Vorkommen von Fermenten überhaupt in den Geschlechtszellen oder in Keimen nur sehr vereinzelte Angaben zu finden und derartige systematische Untersuchungen fehlen ganz.

Auch auf biologischem Wege könnte man das Vorhandensein sowie die eventuelle morphologische Lokalisation dieses Autokatalysators z. B. im Kern nachweisen. Aus der Theorie der Autokatalyse folgt, daß bei Erhöhung der Konzentration des Autokatalysators zunächst die Geschwindigkeit des Vorgangs zunimmt. Wäre nun z. B. der Autokatalysator für die Chromatinsynthese im Kern enthalten, wie dies J. Loeb annimmt, so sollte bei amphikaryotischen Eiern die Geschwindigkeit der Chromatinsynthese doppelt so groß sein als bei hemikaryotischen. Des weiteren folgt aber aus der Theorie der Autokatalyse, daß bei Vergrößerung der Anfangskonzentration des Autokatalysators z. B. auf künstlichem Wege durch Zusatz desselben, nicht nur die Geschwindigkeit des Vorgangs vergrößert wird, sondern daß der erste aufsteigende Ast der *S*-Kurve immer steiler wird und sich assymptotisch einer Geraden nähert [20]). Vergleichende Untersuchungen über die Geschwindigkeit der Zellteilung, Chromatinbildung usw. von Eiern mit verschiedenen Anfangsmengen von Nukleinmaterial wären also auch im Stande, den Nachweis zu führen, ob die in Frage kommenden autokatakinetischen Vorgänge in der Tat autokatalytischer Natur sind.

Schließlich kann auch die Möglichkeit, die betreffenden chemischen Entwicklungsvorgänge rechnerisch durch die allgemeinen Geschwindigkeitsgleichungen der Autokatalyse darzustellen, dazu führen, diese Vorgänge als autokatalytische anzusehen. Indessen ist hier vielleicht zur Vorsicht zu raten und zu betonen, daß aus der Übereinstimmung der zeitlichen Eigenschaften der Vorgänge mit denen der Autokatalyse nicht ohne weiteres und mit Sicherheit geschlossen werden darf, daß die betreffenden Entwicklungsvorgänge autokatalytische sind [21]). Zunächst wurde schon darauf hingewiesen, daß es ersichtlich widersinnig ist, das Längenwachstum z. B. eines Bambussprosses gemäß der Wilh. Ostwaldschen Formel für die Autokatalyse zu berechnen, (obgleich eine solche Berechnung sehr gut möglich ist), da eben die Länge eines Sprosses keine chemische Größe oder ein direktes Maß für eine solche ist. Sodann aber gibt es zweifellos auch physikalisch-chemische und rein physikalische autokatakinetische Vorgänge sowohl theoretisch als auch mit großer Wahrscheinlichkeit im Entwicklungs-

geschehen, wie die obigen Bemerkungen zur Analyse der Wasseraufnahme wachsender Organismen zeigen. Es folgt aus diesen Erwägungen, daß die Möglichkeit, einen Entwicklungsvorgang gemäß der Formel für die Autokatalyse zu berechnen, allein nicht genügt, denselben als autokatalytischen zu präzisieren.

Ein gutes Beispiel für die Notwendigkeit, die physikalisch-chemischen Vorgänge von den rein chemischen im Entwicklungsgeschehen zu trennen, resp. die letzteren möglichst rein begrifflich zu isolieren, ist das oben behandelte Wachstum des gesamten Kernmaterials beim Seeigelei. Die Kurven, welche das Wachstum des gesamten Kernvolums während der Entwicklung zeigen, sind sicherlich weder rein chemische noch rein autokatalytische. Vielmehr tritt der physikalisch-chemische Faktor der Imbibitionsfähigkeit des Kerns hinzu. Umgekehrt stellen sich der Charakterisierung der Chromatinsynthese selbst, gemessen am Wachstum der Chromosomen, keine derartigen Bedenken entgegen und man kann mit Aussicht auf eindeutigen Erfolg versuchen, diesen Vorgang in seinen Einzelheiten mit Autokatalysen in anorganismischen Systemen zu vergleichen resp. ihn selbst als eine Autokatalyse zu charakterisieren [22]). Hinzu kommt, wie aus den Loebschen Untersuchungen über die Rolle des Sauerstoffs bei der Chromatinsynthese sowie nach meinen über das Vorkommen und die Rolle oxydativer Fermente in Geschlechtszellen hervorgeht, daß es sich hier wahrscheinlich um Autoxydationen handelt. Ich habe auch bereits Untersuchungen im Gange, welche zeigen sollen, ob bei der Entwicklung des Amphibieneies in der Tat die von mir gefundenen oxydativen Fermente zunehmen usw., so daß für diesen Vorgang jedenfalls die Möglichkeit besteht, den Autokatalysator selbst näher zu bestimmen. Hinzukommt, daß die Vorgänge der Autoxydation überhaupt zu den bestbekanntesten autokatalytischen Reaktionen gehören sowie besonders häufig bei hoch komplizierten organischen Verbindungen zu beobachten sind, so daß sich für die weitere Analyse eine ganze Anzahl von Vergleichspunkten ergeben. Als charakteristische Beispiele derartiger anorganismischer Autoxydationen habe ich in Fig. 43 eine Anzahl typischer Kurven für die Autoxydation des Leinöls nach A. Genthe wiedergegeben. —

Es wird vielleicht von einigen Forschern gegen diese ganze Gedankenreihe eingewendet werden, daß eine autokatakinetische chemische Reaktion nur in einem leblosen Gebilde als Autokatalyse bezeichnet werden kann und daß dem Organismus auch andere Mittel und Wege zur Verfügung stehen, einen derartigen Reaktionsverlauf

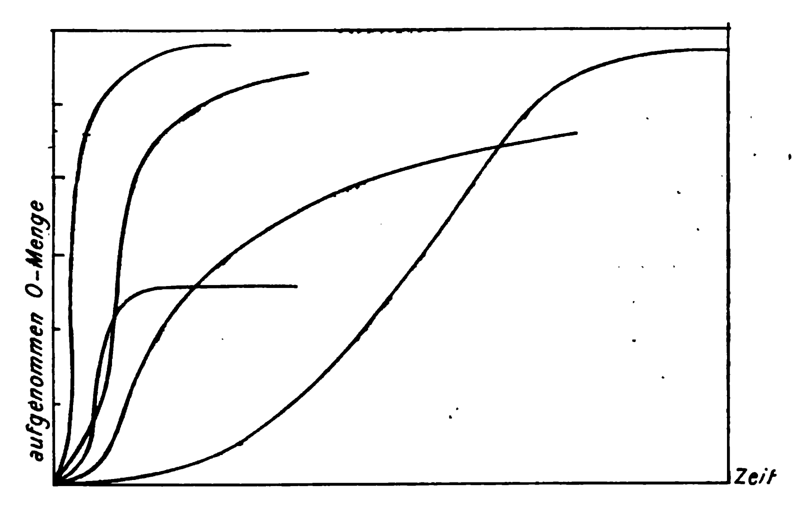


Fig. 43. **Autoxydation des Leinöls unter verschiedenen Bedingungen (nach A. Genthe).**

hervorzubringen. Wer sich bei diesem Einwand beruhigt, verzichtet indessen auf eine Analyse der Entwicklung, d. h. auf eine Zerlegung in einfachere Vorgänge und Wirkungsweisen. Er erkennt auch nicht das Prinzip der Ökonomie der Wissenschaft an, welches verlangt, die Naturvorgänge auf die einfachste Weise zu erklären, d. h. begrifflich darzustellen.

Anhang.

1. Zu S. 8. A. Schaper: Arch. f. Entwicklungsmech. 14, 307—400, 1902.

2. Zu S. 9. Luciani u. Lo Monaco: Arch. ital. de Biologie XXVII, 1897, 340.

3. Zu S. 9. Pettersson: Resultaten af den Internationella Hafsforskningens. Stockholm 1907, p. 46 ff.

4. Pfeffer: Pflanzenphysiologie 2. Aufl. II, 16, 1901.

Zu S. 10.

Tab. 1 (Fig. 5.)
Längenwachstum des menschlichen Fötus.

Alter in Monaten	Länge in mm	
	nach Toldt	nach His
1	—	7.0—7.5
2	35	40
3	70	84
4	120	162
5	200	275
6	300	352.5
7	350	402.5
8	400	443
9	450	472
10	500	490

Die Zahlen sind entnommen aus Vierordt: Anatom. physiol. usw. Tabellen, 3. Aufl. 1906, p. 186. Die Beobachtungen von Toldt und His wurden gewählt, weil sie erstens die vollständigsten Reihen darstellen sowie zweitens ungefähr als Maximal- und Minimalwerte angesehen werden können.

Zu S. 10

Tab. 2 (Fig. 6).

Längenwachstum des Menschen während des fötalen Lebens und der ersten 5 Jahre.

Alter	Länge in mm	Alter	Länge in mm
1 Monat	7.3 nach His	1/4 Jahr	600 nach Camerer
2 »	35 » Toldt	1/2 »	664 » »
3 »	70 » »	3/4 »	710 » »
4 »	120 » »	1 »	750 » »
5 »	200 » »	1 1/4 »	790 » »
6 »	300 » »	1 1/2 »	810 » »
7 »	350 » »	1 3/4 »	830 » »
8 »	400 » »	2 »	850 » »
9 »	450 » »	3 »	950 » »
10 » (Geburt)	500 » »	4 »	1020 » »
		5 »	1070 » »

Die Zahlen von His und Toldt aus Vierordt: l. c. p. 186, die von Camerer: ib. p, 13 und 14. — Die Zahlen von Camerer sind halbschematisch und beziehen sich im Original auf die entsprechenden Zuwachsgrößen.

Zu S. 10.

Tab. 3 (Fig. 7).

Postembryonales Längenwachstum des Menschen („Idealkurve").

Alter in Jahren	Länge in cm		Alter in Jahren	Länge in cm	
	männlich	weiblich		männlich	weiblich
6	105.4	105.0	14	143.8	147.6
7	111.2	110.7	15	149.7	153.8
8	116.5	116.0	16	156.7	157.3
9	121.5	120.9	17	163.5	159.0
10	126.2	125.6	18	167.6	159.7
11	130.7	130.0	19	169.4	159.9
12	135.0	134.6	20	169.9	160.0
13	139.2	140.3	21	170.0	—

Die Zahlen sind von E. von Lange (Vierordt: l. c. p. 10 ff) berechnet worden.

Zu S. 11.

Tab. 4 (Fig. 8).

Gewichtsänderung des menschlichen Fötus.

Alter in Monaten	Gewicht in g	Alter in Monaten	Gewicht in g
1	—	6	635
2	4	7	1220
3	20	8	1700
4	120	9	2240
5	285	10	3250

Nach Fehling (Vierordt: l. c. p. 187).

Zu S. 11.

Tab. 5 (Fig. 9).

Gewichtsänderung des Menschen während des fötalen Lebens und der ersten 4 Jahre.

Alter	Gewicht in g
2 Monate	4 nach Fehling
3 »	20 » »
4 »	120 » »
5 »	285 » »
6 »	635 » »
7 »	1220 » »
8 »	1700 » »
9 »	2240 » »
10 » (Geburt)	3250 » »
1/4 Jahr	5620 » Camerer
1/2 »	7350 » »
3/4 »	8820 » »
1 »	9920 » »
1 1/4 »	10720 » »
1 1/2 »	11520 » »
1 3/4 »	12020 » »
2 »	12620 » »
3 »	14820 » »
4 »	16320 » »

Die Zahlen von Fehling: Vierordt l. c. p. 187; die von Camerer: ibid. p. 28. Camerer gibt den vierteljährlichen usw. Zuwachs an.

Zu S. 11. Tab. 6 (Fig. 10).

Postembryonale Gewichtszunahme des Menschen vom 5.–18. Lebensjahre.

Alter in Jahren	Gewicht in kg männlich	Gewicht in kg weiblich	Alter in Jahren	Gewicht in kg männlich	Gewicht in kg weiblich
5	19.3	17.5	12	34.9	33.7
6	21.1	19.0	13	38.2	37.9
7	23.0	20.7	14	42.6	42.6
8	24.9	22.5	15	51.0	47.2
9	26.8	24.4	16	57.1	48.2
10	29.4	26.4	17	62.7	49.2
11	32.1	29.1	18	66.0	50.0

Die Zahlen stammen von Camerer (Vierordt: l. c. p. 24, 25).

5. Ich habe mehrere Würfe von Meerschweinchen in bezug auf ihre Gewichtsänderungen untersucht und wähle aus meinen Versuchsprotokollen die Messungsreihen des kräftigsten Wurfes. Die übrigen Zahlen werden an anderer Stelle veröffentlicht werden. Natürlich sind bei Verwendung verschiedener Rassen oder beim Auftreten von Rückschlagsformen die absoluten Gewichte sehr verschieden. Die Zahlen sind auf ganze Gramm abgerundet.

Tab. 7 (Fig. 11).

Postembryonale Gewichtszunahme des Meerschweinchens.

Alter in Tagen	B I in g	B II in g	B III in g	Mittel in g
0	90	90	87	89
1	86	89	86	87
2 1/3	93	92	90	92
3	95	95	94	95
4	102	103	102	102
5	109	109	—	109
6	116	119	116	117
7 1/2	128	124	127	126
9	128	130	130	129
11 1/4	141	135	143	140
13	162	156	156	158
16	182	179	177	176
18	189	186	187	187
20	202	195	195	197
25	231	227	214	224
27	249	248	230	242
30	280	273	260	271

6. In gleicher Weise habe ich die Gewichtsänderungen von 6—7 Zuchten weißer Mäuse, bei welchen pro Wurf 5—7 Junge zur Wägung gelangten, bestimmt. Da eine Kennzeichnung der einzelnen eben geborenen Mäuse durch Anfärben oder Umbinden von gefärbten Fäden usw. nicht möglich war (die Mutter leckte die Jungen sofort rein resp. zerbiß die Fäden), so wurde stets das Gesamtgewicht eines Wurfes bestimmt. Die folgenden Zahlen beziehen sich auf einen besonders kräftigen Wurf von 7 (ursprünglich 8) Individuen.

Zu S. 12.

Tab. 8 (Fig. 12).

Postembryonale Gewichtsvermehrung der weißen Maus.

Alter in Tagen	Durchschnittsgewicht in g von 7 Individuen eines Wurfes	Alter in Tagen	Durchschnittsgewicht in g von 7 Individuen eines Wurfes
0	1.25	16	5.56
1	1.28	17	5.62
2	1.59	18 1/3	5.87
3	1.94	19	6.14
4	2.30	20	6.40
5	2.70	21	6.81
6	3.14	22	7.34
7	3.50	23 1/4	7.63
8	3.86	25	8.84
9	4.31	27 1/4	9.50
10	4.61	29 1/4	11.20
11	5.00	32 1/4	12.37
12	5.19	34	12.67
13	5.26	37	13.80
14	5.39	43	13.93
15	5.50	46	15.43

Über die ganz entsprechenden Versuchsreihen mit weißen Ratten von Donaldson, Dunn und Watson siehe Robertson: Arch. f. Entwicklungsmech. XXV, 4, p. 587, 1908.

Zu S. 12. Tab. 9 (Fig. 13).

Beobachtungstabelle für Wachstumsuntersuchungen von Rana fusca.

Alter der Larven resp. Frösche (Tage nach der Befruchtung)	Gewicht der lebenden Larven in mg	Gewicht der Asche in mg	Gewicht d. organischen Substanz in mg
	von je zehn Larven resp. Fröschen		
6	39	1	12
7	43	1	13
8	41	1	12
9	53	1	13
10	63	1	14
11	93	1	13
14	154	1	12
17	308	2	18
20	362	2	18
23	508	4	26
27	698	6	30
32	944	6	42
40	1726	12	74
54	3320	32	212
78	6250	80	410
83	5907	83	500
87	2880	43	297
etwa ½ Jahr	11266	233	1555
etwa 1½ Jahre	21256	556	3806
etwa 5 Jahre	268940	11090	52390

(Der Laich war am 21. März 1901, 1 Uhr Nachm. abgelegt und entwickelte sich in den ersten fünf Tagen langsam bei niederer Temperatur [10—15° C.].)

Die Tabelle ist entnommen aus der Abhandlung von A. Schaper: Arch. f. Entwicklungsmechanik XIV, 356—7, 1902.

Zu S. 12. Tab. 10 (Fig. 14).

Quellung der weißen Bohne.

Quellungszeit in Stunden	Gewicht (willkürliche Einheit)	Quellungszeit in Stunden	Gewicht (willkürliche Einheit)
2	.82	53	128.67
5	3.28	65	131.84
17	67.69	89	134.61
24	92.74	113	139.01
42	123.88	120	139.86
48	126.65		

Die Beobachtungen rühren von Nobbe her: Handb. der Samenkunde S. 110, siehe auch Detmer: Physiologie des Keimungsprozesses, Jena 1880, S. 65. Die Zahlen sind das Mittel von 5 einzelnen Beobachtungsreihen an einzelnen Samen. Im Original sind nur die Gewichtszunahmen angegeben.

Zu S. 12.

Tab. 11 (Fig. 15).
Quellung der Erbse (Anfangsstadien).

Quellungszeit in Minuten	Gewicht in mg
0	493
30	503
60	506
105	520
150	550
195	586
240	624

Die Zahlen sind entnommen aus Detmer: l. c. p. 65 f. Im Original sind nur die Gewichtszunahmen angegeben.

Zu S. 14.

Tab. 12 (Fig. 16).
Postembryonales Längenwachstum des Lachses.

Alter in Monaten	Länge in cm
1	2.4
3	3.5
6	7
12	14
28	30

Die Beobachtungen stammen von Costa und sind entnommen aus Leonhardt: Der Lachs, Neudamm 1905 p. 14.

Zu S. 14. Tab. 13 (Fig. 17).

Postembryonale Gewichtsvermehrung des Karpfens.

Alter in Monaten	Gewicht in g
5	42.2
17	472.4
29	1543.0

Siehe Reuss: Ber. d. k. Bayer. Biol. Versuchsanstalt München, 1908, Bd. I, p. 185.

Zu S. 14. Tab. 14 (Fig. 18).

Gewichtszunahme der Raupen von Bombyx mori während ihrer postembryonalen Entwicklung.

Alter in Tagen	Gewicht von 1000 Raupen in g		Alter in Tagen	Gewicht von 1000 Raupen in g	
0	.375	Ausschlüpfen der Raupen	21	186.8	
1	.574		22	255.0	
2	1.061		23	348.6	
3	1.772		24	466.4	
4	2.345		25	698.7	
5	3.766		26	814.2	
6	4.574	1. Häutung	27	816.0	4. Häutung
7	5.157		28	746.5	
8	7.676		29	877.2	
9	9.892		30	1127	
10	16.97		31	1362	
11	24.93		32	1785	
12	32.40		33	2775	
13	34.70	2. Häutung	34	3332	
14	43.76		35	4404	
15	51.68		36	3179	Purgation
16	77.38		37	2676	
17	108.3		38	2214	Verpuppung
18	148.6		39	1838	
19	172.4	3. Häutung	40	1615	
20	174.6				

Nach Luciani und Lo Monaco: Arch. ital. de Biologie XXVII, 1897, 340 ff.

Zu S. 15.

Tab. 15 (Fig. 19).

Postembryonale Gewichtszunahme menschlicher Organe.

Alter	Gehirn g	Leber g	Nieren g	Herz g
Neugeboren	381	143	23.7	23.6
1 Monat	464	—	—	—
2 1/2 »	549	—	—	—
5 »	632	164	—	—
8 »	733	—	46.7	—
1 Jahr	945	334	72.8	41.2
1 1/2 »	1020	—	—	—
2 »	1025	428	90.6	51.9
3 »	1112	482	102.1	64.5
4 »	1328 (?)	—	107.7	74.7
5 »	1282	554	111.2.	83.7
6 »	1353	—	112.2	87.1
7 »	1348	—	—	93.3
8 »	1366	—	—	95.0
9 »	1425	—	—	108.3
10 »	1418	—	—	130.9
11 »	1379	—	—	142.9
12 »	1416	—	—	—
13 »	1476	—	—	172.2
14 »	1289 (?)	—	—	216.1
15 »	1471	—	—	200.6
16 »	1435	—	—	229.4
17 »	1409	—	—	—
18 »	1442	—	—	—

Die Zahlen sind zusammengestellt von Vierordt: l. c. p. 36; sie beziehen sich auf die Organe männlicher Individuen.

Zu S. 15. Tab. 16 (Fig. 20).

Postembryonale Gewichtszunahme der menschlichen Nieren.

Alter	Gewicht in g	
	Linke Niere	Rechte Niere
Neugeboren	10.6	10.5
8 3/4 Monate	24.1	22.6
2 1/4 Jahr	30	28.5
12 »	109	97
19 »	132	119
30 1/2 »	158	148

Nach L. Külz (Vierordt: l. c. p. 131). Die Zahlen beziehen sich nur auf wenige Messungen und stellen grobe Durchschnitte dar.

Zu S. 17. Tab. 17 (Fig. 21).

Postembryonale Gewichtsvermehrung des Karpfenschädels.

Alter	Gewicht in g
5 Monate	42.2
17 »	472.4
29 »	1543.0

nach H. Reuss: l. c.

Zu S. 18. Tab. 18 (Fig. 22).

Jährliche periodische Gewichtszunahme einiger Organe des Frosches.

Jahreszeit	Gastrocnemius		Leber		Fettkörper	
	männlich g	weiblich g	männlich g	weiblich g	männlich g	weiblich g
Mai	.0315	.0259	.0370	0232	.00345	.00081
Juni	.0342	.0276	.0244	.0214	.00154	.00060
Juli	.0391	.0342	.0317	.0311	.00836	.00660
August . .	.0384	.0345	.0360	.0360	.01242	.01169
September.	—	—	.0710	.0500	1.02121	.01269
Oktober . .	—	—	.0571	.0574	.01221	.00929
November .	—	—	.0723	.0588	—	—
Dezember .	—	—	.0600	.0567	—	—

Die Zahlen stammen von J. Gaule: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 87, 473 ff, 1901. Die Gewichte sind relative Zahlen, und

zwar stellen sie das Organgewicht pro 1 g Körpersubstanz dar. Die Verwendung dieser komplexen Größe ist zweckmäßig in Anbetracht des sehr verschiedenen Alters und Gewichtes der zur Untersuchung gelangenden Frösche. Dasselbe gilt für die folgende Tabelle.

Zu S. 18. Tab. 19 (Fig. 23).

Jährliche periodische Gewichtszunahme der Geschlechtsorgane des Frosches.

Jahreszeit	Ovar g	Oviduct g	Hoden g
Juli	.0666	.0262	.0029
August . .	.0335	.0153	.0035
September .	.1231	.0467	.0026
Oktober . .	.1265	.0444	.0022
November .	.1417	.0488	.0023
Dezember .	.1398	.0426	.0026

nach J. Gaule: l. c. Die Gewichtsveränderungen des Hodens kommen bei diesen Messungen nicht zur Geltung.

Zu S. 18. Tab. 20 (Fig. 24).

Jährliche periodische Gewichtszunahme der Keimdrüsen des Lachses.

Jahreszeit	Gewicht der Ovarien in Prozent des Körpergewichtes	Mittel	Gewicht der Hoden in Prozent des Körpergewichtes	Mittel
Januar . . .	.35— .37	.36	.085— .097	.091
Februar . .	.39— .40	.40	.086— .097	.092
März . . .	.42— .47	.45	.091— .100	.096
April . . .	.49— .56	.53	.100— .104	.102
Mai . . .	.65— .85	.75	.130— .161	.146
Juni	.97— 1.25	1.11	.185— .201	.193
Juli	1.42— 1.81	1.62	.190— .280	.235
August. . .	2.52— 3.30	2.91	.290—1.110	.700
September.	5.80—11.70	8.75	2.35 —6.15	4.25
Oktober . .	15.70—16.90	16.30	5.15 —7.10	6.13
November .	19.00—20.30	19.65	etwa 5	—
Dezember .	etwa 23	—	—	—

Die Zahlen stammen von Hoek: zit. aus Leonhardt: Der Lachs, Neudamm 1905, p. 41.

7. Zu S. 20. Siehe z. B. Pfeffer: Pflanzenphysiologie II, § 1 ff.

8. Pfeffer: l. c. II, § 57 ff.

Zu S. 20.

Tab. 21 (Fig. 25).

Längenwachstum der Plumula und des längsten Würzelchens des Weizenkeimlings.

Alter in Tagen	Länge der Plumula in mm	Länge des Würzelchens in mm
3	1	3
4	2.5	7.5
5	5	11
6	9	17
7	14	24
8	19	31
9	25	33
10	32	35
11	40	37
12	49	38
13	60	—
14	73	—
15	86	—
16	100	—
17	113	—
18	124	—
19	135	—
20	145	—
21	155	—
22	165	—
23	175	—
24	185	—
25	194	—
26	203	—
27	212	—
28	221	—
29	230	—
30	230	—

Die Zahlen stammen von A. Mayer, zit. nach Detmer: l. c. p. 278 Im Original sind nur die Zuwachsgrößen angegeben.

Zu S. 20.

Tab. 22 (Fig. 26).

Längenwachstum des Sprosses von Bambusa gigantea.

Alter in Tagen	Länge in cm
0	15.8
1	32.3
2	53.8
3	71.5
4	93.0
5	112.0
6	132.3
7	158.9
8	183.0
9	207.1
10	231.2
11	259.1
12	284.4
13	309.7
14	333.8
15	361.7
16	389.6
17	422.6
18	456.6
19	484.5
20	521.3
21	558.1
22	589.8
23	624.0
24	658.2
25	684.1
26	710.7
27	733.5
28	756.3
29	770.2

Die Messungen sind ausgeführt worden von Wallich-Martius, zit. nach G. Kraus: Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg XII, 1. 1894, p. 210. Im Original sind nur die Zuwachsgrößen verzeichnet.

Zu S. 20.

Fig. 27 ist eine Kopie der von Errera (Bot. Zeitung, 42, 1884, 497, 513, 529, 545, 561) als „Normalkurve“ des Wachstums der Fruchtträger angesehenen bezw. auskonstruierten Kurve.

Zu S. 20. Tab. 23 (Fig. 28).

Autogene Wachstumsoszillationen des Sprosses von Gesneria tubiflora.

Alter in Stunden	Länge in willkürlicher Einheit	Alter in Stunden	Länge in willkürlicher Einheit	Alter in Stunden	Länge in willkürlicher Einheit
0	·79	32	21.83	64	45.37
2	1.25	34	22.83	66	46.53
4	1.85	36	24.13	68	47.65
6	2.72	38	25.48	70	48.90
8	3.93	40	26.83	72	50.18
10	5.18	42	28.43	74	51.42
12	6.68	44	30.18	76	52.63
14	8.49	46	31.98	78	53.66
16	10.52	48	33.91	80	54.61
18	12.60	50	35.76	82	55.39
20	14.52	52	37.38	84	56.14
22	16.56	54	38.84	86	56.76
24	18.31	56	40.21	88	57.42
26	19.71	58	41.61	90	58.02
28	20.67	60	43.03	92	58.62
30	21.27	62	44.25	94	59.30

nach Baranetzky: Mém. de l'Acad. Pétersbourg XXVII, 1880, 33 ff. Im Original sind nur die Zuwachsgrößen verzeichnet. — Die Beobachtungen wurden mit selbstregistrierenden Apparaten bei weitgehend konstanten Außenbedingungen (Licht, Temperatur, Feuchtigkeit usw.) angestellt.

Zu S. 21. Tab. 24 (Fig. 29).

Wachstum multipler Tumoren der weißen Maus.

	0 g	23 g	31 g	39 g	46 g	53 g	60 g	66 g	73 Tage g
I.	13.8	19.6	26.7	20.2	22.7	23.5	25.5	27.6	29.1
II.	13.6	18.2	21.5	21.1	22.8	23.9	26.5	27.7	28.1
III.	18.4	20.7	22.1	23.1	24.6	24.9	27.6	28.4	28.9
IV.	19.4	17.2	19.5	21.0	22.3	21.7	23.2	23.3	23.4

	0 g	32 g	40 g	47 Tage g
(3.)	13.7	14.5	16.0	17.1 (getötet)

Die Zahlen sind aus O. Hertwig und H. Poll: Abhandl. d. k. pr. Akad. d. W. 1907, p. 36, 37. — Es wurden die Mäuse + Tumoren gewogen. Da vollständig (oder fast vollständig) ausgewachsene Individuen geimpft wurden, stellen die Gewichtszunahmen ziemlich eindeutig die Gewichtsvermehrung der Tumoren dar, abzüglich ev. eines Verlustes des Eigengewichtes der Mäuse. Fälle, in welchen Ulzerationen der Tumoren eintraten, sind hier nicht berücksichtigt worden.

9. Zu S. 24. Über die Ausschaltung zufälliger Fehler durch mehrere parallele Beobachtungsreihen vergl. Calkins: Arch. f. Entwicklungsmech. XV, 144, 1903.

10. Calkins: l. c. 156.

Zu S. 25.

Tab. 25 (Fig. 30).

Teilungsgeschwindigkeit von Paramaecium caudatum.

Alter der Kultur in Tagen	I. Zahl der Teilungen	II. Zahl der Teilungen	III. Zahl der Teilungen	IV. Zahl der Teilungen
0	—	—	—	—
10	4.5	9.7	7	10
20	10.3	20.9	17	18
30	21.9	33.9	33	28
40	34.4	44.4	51	40
50	48.1	52.4	67	54
60	54.7	58.4	81	65
70	65.4	71.1	90	74
80	82.4	87.3	98	81
90	99.3	97.9	98	—
100	115.6	110.3	—	—
110	126.0	118.8	—	—
120	138.5	131.8	—	—
130	147.7	138.6	—	—
140	155.8	148.2	—	—
150	160.2	161.2	—	—
160	161.8	169.2	—	—
170	161.8	175.2	—	—
180	—	177.5	—	—
190	—	177.5	—	—

Alle Zahlen nach Calkins. Kurve I entspricht „2 nd circle“ in J. exper. Zoology 1, 426, 1904. Kurve II ibid.: „3 rd circle“. Kurve III

entspricht der Periode „B III" in Arch. f. Entwicklungsmech. XV, 157, 1903. Kurve IV entspricht der Periode „A IV P" ibid. Die Zahlen der Tabelle sind sämtlich aus den entsprechenden **Figuren** (Kurven) der **Calkinsschen** Arbeiten abgelesen. Im Original sind nur die **Zunahmen** der Teilungsgeschwindigkeit angegeben worden. Jede Zahl stellt das Mittel der innerhalb 10 Tage gemachten Beobachtungen dar.

Es sei hier bemerkt, daß sich schon aus den älteren Beobachtungen von **Maupas**: Arch. Zool. expér. II. série, **6**, 1888, p. 197, Perioden der Teilungsgeschwindigkeit von ähnlicher Dauer bei graphischer Darstellung der Resultate ergeben.

11. Die den Kurven zugrunde liegenden Zahlen stammen aus einer noch nicht erschienenen Arbeit von Dr. Rh. **Erdmann**, und wurden mir in liebenswürdiger Weise von der Verfasserin zur Verfügung gestellt. Einige ihrer Resultate wurden bereits veröffentlicht von R. **Hertwig**: Arch. f. Zellforschung, **1**, 1.ff. 1908.

Zu S. 26.

Tab. 26 (Fig. 31).

Zellteilungsgeschwindigkeit des Seeigeleies.

Wärmekultur (20° C)		Normalkultur (15—16° C)		Kältekultur (10° C)	
Zellen	Minuten nach der Befruchtung	Zellen	Minuten nach der Befruchtung	Zellen	Minuten nach der Befruchtung
2	100	2	100	2	140
4	140	4	140	4	190
8	170	8	190	8	255
16	220	16	264	16	350
32	330	32	373	32	514
96 (64—128)	430	96 (64—128)	488	96 (64—128)	1094
420 (Bl. I)	540	245 (Bl. I)	640	170 (Bl. I)	2154
1650 (Bl. II)	760	1045 (Bl. II)	870	680 (Bl. II)	3274

Die Angaben der Zellenzahl für die späteren Stadien (Blastula I und II) beruhen auf Schätzungen und wurden mir ebenfalls brieflich von Frl. Dr. Rh. **Erdmann** mitgeteilt. Ich erlaube mir, der Dame für ihre Liebenswürdigkeit herzlichst zu danken.

12. Zu S. 27. Siehe hierzu die Ausführungen von R. Hertwig, welche an die Messungen von Rh. Erdmann anschließen: Arch. f. Zellforschung 1. 24 ff, 1908.

Diese Annahme Boveris über die Gleichheit von Mutter- und Tochterkernen, welche also für die Eier von Strongylocentrotus sicher nicht, wahrscheinlich aber auch für die Eier anderer Spezies nicht zutrifft, ist übergegangen in die Arbeiten von J. Loeb: Biochem. Zeitschr. 2, 40, 1906 und T. B. Robertson: Arch. f. Entwicklungsmech. XXV, 582, 1908. Loeb: l. c. p. 40 „Da jeder Kern an Masse dem ursprünglichen Kern des befruchteten Eies gleich ist"; Robertson: l. c. p. 582 „Boveri has pointed out that in cell-division after fertilization each new nucleus has the same size as the parent nucleus". Ich selber habe (Bioch. Zeitschr. 6, 458, 1907) diese Annahme, obschon mit einigem Zweifel, bei Besprechung der Formulierung der Zellteilungsgeschwindigkeit durch J. Loeb (l. c.) zitiert: „Diese Formulierung hat die Voraussetzung, daß erstens die neugebildeten Kerne gleichgroß sind resp. werden wie die Mutterkerne, was nach Boveri zutrifft, ... J. Loeb führt für seine Ansicht keinen Gewährsmann an. Tatsächlich hat nun Boveri seine Annahme nicht auf Grund direkter Messungen erhalten, sondern die betr. Stelle (Zellenstudien V, Jenaische Z. f. Naturwiss. N. F. 32, 1905, p. 482) lautet:

„Wir wissen, daß das Chromatin in der Periode zwischen zwei Teilungen wächst. Da im Allgemeinen der Kern der Tochterzelle schließlich wieder so groß ist wie der der Mutterzelle, können wir als das typische Verhalten das angeben, daß jenes Wachstum die Chromatinmenge verdoppelt [1]).

[1]) Ob dieser Satz für den jungen Echinidenkeim streng gilt, ist nicht sicher zu entscheiden, im übrigen aber für unsere Betrachtungen gleichgültig."

Wie man sieht, drückt sich Boveri selbst ziemlich vorsichtig aus.

Was die Variation der zweiten hier in Betracht kommenden Größe, die Zeit zwischen zwei Teilungen anbetrifft, so äußert sich J. Loeb l. c. „nun nimmt die Dauer der Furchungsperioden nicht etwa zu, sondern sie kann als wesentlich konstant angesehen werden; denn die Schwankungen sind bei konstanter Temperatur sehr gering und haben

keine Beziehung zu der Zahl der neugebildeten Kerne." Allerdings steht mit diesem Satze in gewissem Widerspruch ein weiterer (l. c. p. 41), der Bezug nimmt auf den Stillstand der Kern- und Zellteilung nach Erreichung eines bestimmten Entwicklungsstadiums: „Eine solche Abnahme der Geschwindigkeit wird gegen Ende der Furchungsvorgänge zweifellos eintreten, obwohl ich darauf meine Aufmerksamkeit noch nicht gerichtet habe." Ich selbst habe schon in der zit. Arbeit auf Grund eigner allerdings nicht quantitativer Beobachtungen an Nematodeneiern die Loebsche Annahme bezüglich der Gleichheit der Teilungsintervalle in Zweifel gezogen. l. c. „Diese zweite Voraussetzung ist nun noch keineswegs experimentell geprüft, und obschon sie wahrscheinlich mit großer Annäherung für die ersten Teilungsstadien gelten wird, glaube ich nicht, daß sie streng und besonders für die späteren Teilungen Geltung haben wird. Schon aus allgemeinen Gründen der Stetigkeit läßt sich mit gewisser Wahrscheinlichkeit folgern, daß, da die Kern — und Zellteilungsvorgänge bei einer gewissen Größe des Embryos, bei welcher die morphologischen Veränderungen höherer Ordnung (Blastulation, Gastrulation usw.) eintreten, zum Stillstand kommen oder doch eine gewisse Beschränkung erleiden, die Teilungsintervalle für diese Stadien abnehmen werden. Sollten sich jedoch auch die Intervalle als gleichgroß herausstellen, so würde doch sicherlich die Geschwindigkeit der Nucleinsynthese, d. h. die Anzahl der in der Zeiteinheit gebildeten Kerne bei den höheren Stadien abnehmen. Dies folgt nicht nur aus der Tatsache der Beschränkung der Zellteilung während der höheren morphologischen Differenzierung, sondern auch daraus, daß das Zunehmen der Kerne nach Potenzen von 2 eine maximale Zuwachsfunktion darstellt, die nur dann zutreffen würde, wenn alle Kerne gleichzeitig und alle Kerne stets während der ganzen Furchung sich teilen würden. Dies ist aber keineswegs der Fall, und insbesondere ist ja bekannt, daß bei vielen Tierformen die Blastomeren, aus denen die künftigen Geschlechtszellen hervorgehen, unter Umständen sehr frühzeitig differenziert werden, d. h. sich nicht oder nur sehr langsam während des eigentlichen Furchungsprozesses teilen. Auch sind die späteren Furchungsstadien ganz allgemein keineswegs immer aus einer Blastomerenzahl, welche eine Potenz von 2 ist, zu-

sammengesetzt. Es geht hieraus mit anderen Worten hervor, daß die Geschwindigkeit der Nucleinsynthese zwar während der Furchung allgemein zunehmen wird, daß aber die Zunahmen selbst nicht gleichmäßig wachsen, sondern namentlich während der späteren Stadien abnehmen werden usw." Die schönen Untersuchungen von Rh. Erdmann haben die Richtigkeit dieser Anschauungen demonstriert. Allerdings sagt R. Hertwig: l. c. p. 26 „Es ist eine allgemein bekannte Tatsache, daß die Zellteilungen, je mehr der Furchungsprozeß fortschreitet, eine Verlangsamung erfahren. Jede folgende Teilung beansprucht längere Zeit als die vorausgegangene."

13. Zu S. 28. R. Hertwig: l. c. p. 22, 25.

14. Zu S. 30. Boveri: l. c. p. 481 ff.

15. Eigentlich ist im Kern bekanntlich eine größere aber konstante Zahl von Chromosomen enthalten. Natürlich aber ergibt eine Berücksichtigung dieses Umstandes dieselbe relative Kurve.

Zu S. 30. Tab. 27 (Fig. 32 und 33).

Volumzunahme der Kerne (Chromatin + Kernsaft) sowie der Chromosomen während der Entwicklung des Seeigeleies.

I. Wärmekultur (20° C)

Entwicklungs-stadium Zellen	Zeit nach der Befruchtung in Minuten	Volum eines Blastomeren-kerns	Volum sämtlicher Blastomerenkerne	Volum eines Chromosomens	Volum sämtlicher Chromosomen
2	100	7208 μ^3	14416 μ^3	18.50 μ^3	37.00 μ^3
4	140	1536	6144	8.942	35.768
8	170	1028	8224	6.323	50.584
16	220	490	7840	5.007	80.113
32	330	339	10848	2.53	80.96
96 (64—128)	430	86	8256	1.85	177.60
420 (Bl. I)	540	27	11340	1.22	512.40
1650 (Bl. II)	760	17	28050	1.06	1749.00
II. Normalkultur (15—16° C)					
2	100	8347 μ^3	16694 μ^3	19.17 μ^3	38.34 μ^3
4	140	1598	6392	10.343	41.372
8	190	957	7654	7.906	63.248
16	264	579	9261	5.147	82.352
32	373	501	16026	4.13	137.92
96 (64—128)	488	245	23534	3.458	331.968
245 (Bl. I)	640	103	25261	2.406	589.47
1045 (Bl. II)	870	47	·48677	2.083	2176.74

III. Kältekultur (10° C)

Entwicklungs-stadium Zellen	Zeit nach der Befruchtung in Minuten	Volum eines Blastomeren-kerns	Volum sämtlicher Blastomerenkerne	Volum eines Chromosomens	Volum sämtlicher Chromosomen
2	140	10037 μ^3	20074 μ^3	19.17 μ^3	38.34 μ^3
4	190	1606	6428	18.83	75.32
8	255	1081	8648	8.32	66.56
16	350	838	13408	7.24	115.84
32	514	803	25696	5.46	174.72
96 (64–128)	1094	530	50880	4.31	413.76
170 (Bl. I)	2154	461	78370	3.589	610.13
680 (Bl. II)	3274	332	225760	2.765	1880.20

In den mir zur Verfügung stehenden Tabellen von Rh. Erdmann sind nur die Volumina der einzelnen Blastomerenkerne und Chromosomen angegeben. Die Gesamtvolumina in obiger Tabelle wurden durch Multiplikation der Einzelvolumina mit der Blastomerenzahl des betreffenden Entwicklungsstadiums erhalten. Bez. der Gesamtvolumina der Chromosomen vgl. auch Anmerkung 15.

Zu S. 30.

Tab. 28 (Fig. 34).

Längenwachstum der Zellen von Spirogyra.

I.		II.		III.		IV.	
Zeit in Minuten	Länge in Teilstrichen	Zeit in Minuten	Länge in Teilstrichen	Zeit in Minuten	Länge in Teilstrichen	Zeit in Minuten	Länge in Teilstrichen
0	63.8	0	56.1	0	52.3	0	71.1
5	65.7	14	56.3	30	58.5	5	71.3
22	65.6	23	57.7	35	60.7	10	73.5
32	66.4	26	58.0	45	60.7	15	74.4
52	67.7	28	58.4			21	74.6
92	67.8	30	58.3			27	75.0
137	69.4	38	59.2			30	76.0
191	69.7	53	59.9			38	76.6
196	70.3	83	60.1			43	76.6
216	71.8	98	60.6				
261	71.7	123	60.7				
271	71.8						

V. Gleichzeitiges Längenwachstum zweier Zellen.

Zeit in Minuten	Länge in Teilstrichen	Zeit in Minuten	Länge in Teilstrichen
0	85.8	66	92.2
3	87.0	72	92.7
5	87.8	79	92.5
11	88.1	84	93.0
15	90.0	92	93.7
22	90.2	102	93.8
25	90.1	107	94.4
27	90.0	117	96.0
32	90.3	122	96.1
37	90.2	132	95.9
42	90.7	152	96.0
44	92.0	192	96.0
45	91.8	227	97.6
52	91.7	237	97.8
61	91.8	247	98.0
62	92.0		

Die Beobachtungen wurden angestellt von Hofmeister: Württemberg. naturw. Jahresberichte 30. Jahrgang, Stuttgart, 1874, p. 222.

16. Zu S. 32. Die Figuren sind Kopien der in der zit. Abh. von R. Hertwig widergegebenen Kurven Popoffs.

17. Entsprechende Untersuchungen über die qualitativen Änderungen des Stoffwechsels sich entwickelnder Tiere sind in letzter Zeit besonders von Lafayette B. Mendel und seinen Mitarbeitern (Amer. Journ. Physiol. XX, 81 ff, 1907) in größerem Umfange angestellt worden. In den zit. Arbeiten ist auch die wichtigste einschlägige Literatur angegeben.

Zu S. 33. Tab. 29 (Fig. 37).

Postembryonale Fettvermehrung des Karpfens.

Alter in Monaten	Fett auf 100 g Körpersubstanz in g
5	2.05
17	7.19
29	10.46

nach H. Reuss: l. c.

Zu S. 34. Tab. 30 (Fig. 38).

Gasstoffwechsel der Eier von Bombyx mori.

Zeit	Ausgeschiedene CO_2 in g	Absorbierter O_2 in g	$\frac{CO_2}{O_2}$
1.— 3. Mai	.1940	.1990	.9749
3.— 5. »	.2250	.2260	.9956
5.— 7. »	.1870	.1875	.9973
7.—10. »	.3710	.3652	1.0157
10.—12. »	.2995	2680	1.1175
12.—14. »	.3730	.3320	1.1235
14.—17. »	.6410	.5430	1.1804
18.—20.[1] »	.6230	.4775	1.3047

Bei 1) beginnen die jungen Räupchen auszuschlüpfen. Die Messungen stammen von Luciani und Piutti. (Arch. ital. de Biologie, IX, 1888, sowie Luciani und Lo Monaco. Ibid. XXIII, 427, 1895.)

Die Messungen beziehen sich auf ein Quantum von Eiern im Gewicht von 67,955 g. — Es ist hervorzuheben, daß die Autoren betonen (l. c. XXIII, 427 usw.), daß während des Ausschlüpfens der Räupchen keine sprunghaften Veränderungen des Gasstoffwechsels stattfinden.

Zu S. 34. Tab. 31 (Fig. 39).

CO_2-Abgabe der Räupchen von Bombyx mori.

Alter nach d. Ausschlüpfen in Tagen	Abgegebenes CO_2		Alter nach d. Ausschlüpfen in Tagen	Abgegebenes CO_2	
6	30	2. Häutung	19	157	
7	16		20	173	
8	23		21	143	4. Häutung
9	23		22	95	
10	24		23	116	
11	38		24	248	
12	47		25	418	
13	47		26	650	
14	55	3. Häutung	27	803	
15	27		28	1078	
16	57		29	1240	Purgation
17	63		30	1090	Verpuppung
18	157		31	1015	

Nach Luciani und Lo Monaco: Arch. ital. de Biologie XXIII, 427, 1895. Die Einheiten des abgegebenen CO_2 sind willkürliche Größen.

Zu S. 34.

Tab. 32 (Fig. 40).

Stickstoffvermehrung im Körper der Raupen von Bombyx mori während ihrer postembryonalen Entwicklung.

Alter der Räupchen in Tagen	Stickstoff von 1000 Individuen in g		Alter der Räupchen in Tagen	Stickstoff von 1000 Individuen in g	
0	.012		21	2.31	
1	.022		22	3.43	
2	.030		23	3.55	
3	.039		24	6.66	
4	.047		25	9.24	
5	.071		26	11.48	
6	.085	1. Häutung	27	11.66	4. Häutung
7	.094	1. Häutung	28	10.92	4. Häutung
8	.134		29	13.72	
9	.157		30	15.68	
10	.224		31	18.76	
11	.381		32	26.60	
12	.490		33	44.10	
13	.504	2. Häutung	34	60.90	
14	.672		35	91.10	
15	.756		36	68.60	Purgation
16	1.01		37	69.30	Purgation
17	1.46		38	59.36	Verpuppung
18	2.02		39	37.24	Verpuppung
19	2.13	3. Häutung	40	32.48	Verpuppung
20	2.24	3. Häutung			

Nach Luciani und Lo Monaco: Arch. ital. de Biol. XXVII, 340, 1897.

18. Erst nachträglich wurde ich darauf aufmerksam, daß auch von O. Kellner: Landwirtschaftl. Versuchsstationen **30**, 1884, 59 ff. ausgezeichnete systematische Untersuchungen über den Stoffwechsel während der Entwicklung der Seidenraupen angestellt worden sind.

Zu S. 34.

Tab. 33 (Fig. 41).

Stündlicher Sauerstoffverbrauch wachsender Weizenkeimlinge.

Alter in Tagen	Absorbiertes O_2 in cc
1	.006
2	.004
3	.01
4	.01
5	.04
6	.05
7	.06
8	.06
9	.06
10	.07
11	.09

nach A. Mayer: zit. nach Detmer: Physiol. d. Keimung p. 277.

Zu S. 35.

Tab. 34 (Fig. 42).

CO_2 Produktion der Weizenkeimlinge während ihrer Entwicklung.

Alter in Tagen	Ausgeschiedenes CO_2
1	13.68
2	14.14
3	32.34
4	37.62
5	42.90
6	44.88
7	46.86
8	47.52
9	48.88
10	50.16
11	49.50
12	49.50

nach Rischavi: zit. nach Detmer: l. c. p. 280. Die Zahlen des ausgeschiedenen CO_2 beziehen sich auf eine willkürliche Einheit.

19. Zu S. 39. Ich erinnere an die bekannten Untersuchungen von Miescher über die Bildung des Geschlechtszellenmaterials auf Kosten der Muskel-Substanz usw.

20. Zu S. 41. Vgl. die klare Darstellung in der Broschüre von A. Genthe: Beiträge zur Kenntnis des Leinöltrockenprozesses. 1907. p. 17 ff. (auch Z. f. angewandte Chemie 1907).

21. Zu S. 41. Die inzwischen erschienene Arbeit von T. B. Robertson (l. c.) enthält insbesondere derartige Berechnungen. Ich möchte bemerken, daß in dem in vorliegender Schrift enthaltenen Beobachtungsmaterial sich Zahlenreihen finden, welche zweifellos eine noch viel weitgehendere Übereinstimmung zwischen Beobachtung und Rechnung aufweisen werden als die von Robertson gewählten Beispiele. Ich erwähne das Längenwachstum von Pflanzenorganen, die autogenen Wachstumsoszillationen von Pflanzen, die Kohlensäureabgabe derselben usw. usw. Bei der Ausarbeitung des Mskr. dieser Schrift hatte ich ebenfalls begonnen, einige der genannten Beispiele gemäß der Wilh. Ostwaldschen Fundamentalgleichung der Autokatalyse zu berechnen. Angesichts der ausführlichen Behandlung dieser Seite des Problems durch T. B. Robertson habe ich auf Weiterführung und Publikation dieser Rechnungen verzichtet.

Aus dem in vorliegender Schrift gebotenen Material geht hervor, daß das erste Gesetz Robertsons, nach welchem „in jedem besonderen Wachstumszyklus eines Organismus oder eines speziellen Gewebes die maximale Zunahme nach Volum oder Masse per Zeiteinheit dann stattfindet, wenn der Zyklus halb vollendet ist" (l. c. p. 613, Ergebnis 1), keineswegs zutrifft. Dieses vermeintliche Gesetz ist nur eine Deduktion aus der mathematischen Beschaffenheit der einfachsten oder Fundamentalgleichung der Autokatalyse, welche graphisch besagt, daß die beiden Schenkel der *S*-förmigen Kurve gleiche Größe und gleiche Krümmung besitzen. Dies braucht nun aber weder theoretisch noch praktisch für alle Formen der Autokatalyse charakteristisch zu sein. Vielmehr sind auch Fälle theoretisch ableitbar und praktisch gefunden worden, bei welchen die *S*-Kurve keineswegs symmetrisch verläuft, d. h. bei welchen die Bildung des Autokatalysators gemäß einer höheren Reaktionsordnung vor sich geht oder aber Nebenreaktionen auftreten. Ich verweise auf die in Fig. 43 dargestellten verschiedenen Typen von Autoxydationskurven des Leinöls nach A. Genthe. In entsprechender Weise findet man in den hier vorgeführten Beispielen praktisch für anorganismische wie für organismische Autokatalysen

von Entwicklungsvorgängen ebenfalls eine große Anzahl assymmetrischer S-Kurven, welche gegebenen Falls ebenso als typische Autokatalysen aufzufassen sind wie die selteneren Entwicklungsvorgänge mit symmetrischer S-Kurve. Es ergibt sich hieraus, daß sowohl theoretisch als auch praktisch dieses Robertsonsche Gesetz allgemein nicht zutrifft, sondern nur einen Spezialfall darstellt.

Diese Erwägungen veranschaulichen vielleicht besonders deutlich den im Text gezogenen Schluß, daß die Möglichkeit der Berechnung gemäß der einfachen Formel der Autokatalyse allgemein nicht ausreicht, einen Vorgang als autokatalytischen zu charakterisieren, da es nämlich typische Autokatalysen gibt, welche sich nicht auf diese einfache Weise berechnen lassen.

22. Zu S. 42. Auf den autokatalytischen Charakter allgemein der Nukleinsynthese wies ich bereits in meiner zit. Arbeit in Biochem. Zeitschr. VII hin. In seinem Vortrag „über den chemischen Charakter des Befruchtungsvorganges usw." (Vorträge über Entwicklungsmechanik usw., hrsgb. von W. Roux, II, 1908, Anmerkung 26) bemerkt nun J. Loeb, daß er schon in seiner, auch in vorliegender Schrift häufig zit. Arbeit (Biochem. Zeitschr. II, p. 34, 1906) auf die autokatalytische Wirkung des Kerns hingewiesen hat. Ich möchte hierzu bemerken, daß sich zunächst in der betreffenden Arbeit von Loeb kein Mal das Wort „Autokatalyse" oder „Autoxydation" findet, sowie daß die Anschauungen von Loeb und mir insofern etwas verschieden sind, als Loeb sich nur über die Rolle des Kerns als Katalysator äußert, während ich in meiner zit. Arbeit mich nicht über die Rolle des Kerns selbst ausgesprochen habe, sondern das Wachstum des Chromatins in Summa als Autokatalyse speziell als Autoxydation aufgefaßt habe, ohne mich insbesondere über die Lokalisation des Autokatalysators (z. B. im Kern) zu entscheiden. Ich mache diese Bemerkung, da es vielleicht den Anschein erwecken könnte, als hätte ich in unrechtmäßiger Weise ein sehr wichtiges Resultat der Loebschen Arbeit übersehen, resp. als neu ausgegeben.

23. Zu S. 42. Die Figur ist zusammengestellt nach den Kurven von A. Genthe: Beiträge z. Kenntnis des Leinöltrockenprozesses 1907 (siehe auch Z. f. angewandte Chemie 1907).

Nachwort.

Die vorliegende Schrift stellt die etwas weiter ausgearbeitete, mit Zahlen- und Literaturnachweisen versehene Habilitationsvorlesung des Verfassers dar. Die öffentliche Vorlesung fand am 9. Mai 1908 statt.

Am 19. Mai erschien im Archiv für Entwicklungsmechanik XXV, Heft 4, S. 587 ff. eine Arbeit von T. B. Robertson: On the normal rate of growth etc., deren leitender Gedanke: die engen Beziehungen zwischen Wachstum und Autokatalyse, identisch mit dem Hauptgedanken der vorliegenden Schrift ist. Ich möchte nur hervorheben, daß die vorliegende Arbeit vollkommen unabhängig von der Robertsonschen entstanden ist, wie die folgende Entstehungsgeschichte derselben zeigt.

Im Sommer 1907 stellte ich Untersuchungen über das Vorkommen und die Rolle oxydativer Fermente in den Geschlechtszellen von Amphibien an. Auf Grund dieser Untersuchungen kam ich zu dem Schluß, daß die Nucleinsynthese im sich entwickelnden Ei als Autokatalyse speziell als ein autoxydativer Vorgang aufgefaßt werden könnte. Die betr. Arbeit lief am 24. September bei der Redaktion der „Biochemischen Zeitschrift“ ein und erschien daselbst im Oktober 1907 (Bd. VI, Heft 5/6, S. 409—472). Im August desselben Jahres hielt J. Loeb auf dem Internationalen Zoologenkongreß in Boston den schon oben zitierten Vortrag, in welchem er ebenfalls das Wort und den Begriff der Autokatalyse zum erstenmale auf dieselben Erscheinungen direkt anwendete. Dieser Vortrag kam mir erst im Oktober zu Gesicht, nachdem meine Oxydasen-Arbeit bereits gedruckt war.

Auf Grund nun dieser Auffassung der Nucleinsynthese als Autokatalyse, welche unabhängig von Loeb und mir aufgestellt wurde, kam ich schon während des Sommers 1907 zu dem Schluß, daß anscheinend auch die zusammengesetzteren Vorgänge des Wachstums gemäß autokatalytischer Zeitkurven verlaufen. Ich beschäftigte mich danach während des ganzen Winters mit dem Zusammentragen des Literaturmaterials sowie mit dem Anstellen von Messungen an weißen Mäusen und Meerschweinchen. Das Resultat dieser Bemühungen faßte ich in meiner Habilitationsvorlesung zusammen.

Während dieser Zeit ist mir nun vollkommen unbekannt geblieben, daß inzwischen T. B. Robertson dasselbe Thema einer Bearbeitung unterzog. Die erste Mitteilung über seine inzwischen erschienene Arbeit empfing ich erst am 29. Mai, d. h. 20 Tage nach meiner Probevorlesung, und zu einer Zeit, zu welcher das Manuskript der vorliegenden Schrift fast fertiggestellt war.

Im übrigen ergänzen sich die zwei Arbeiten in gewissem Sinne, insofern als T. B. Robertson mehr die rechnerische Behandlung des Problems vorgenommen hat, während ich den Schwerpunkt mehr auf die Verbreitung und die begriffliche Analyse der Beziehungen zwischen Entwicklung und Autokatalyse gelegt habe. Für die Wissenschaft, insbesondere für die nachdrückliche Betonung und Bekanntmachung dieser mir sehr wichtig erscheinenden Beziehungen kann die gleichzeitige Publikation zweier Bearbeitungen nur von Vorteil sein.

Leipzig, Juli 1908.

Wolfgang Ostwald.

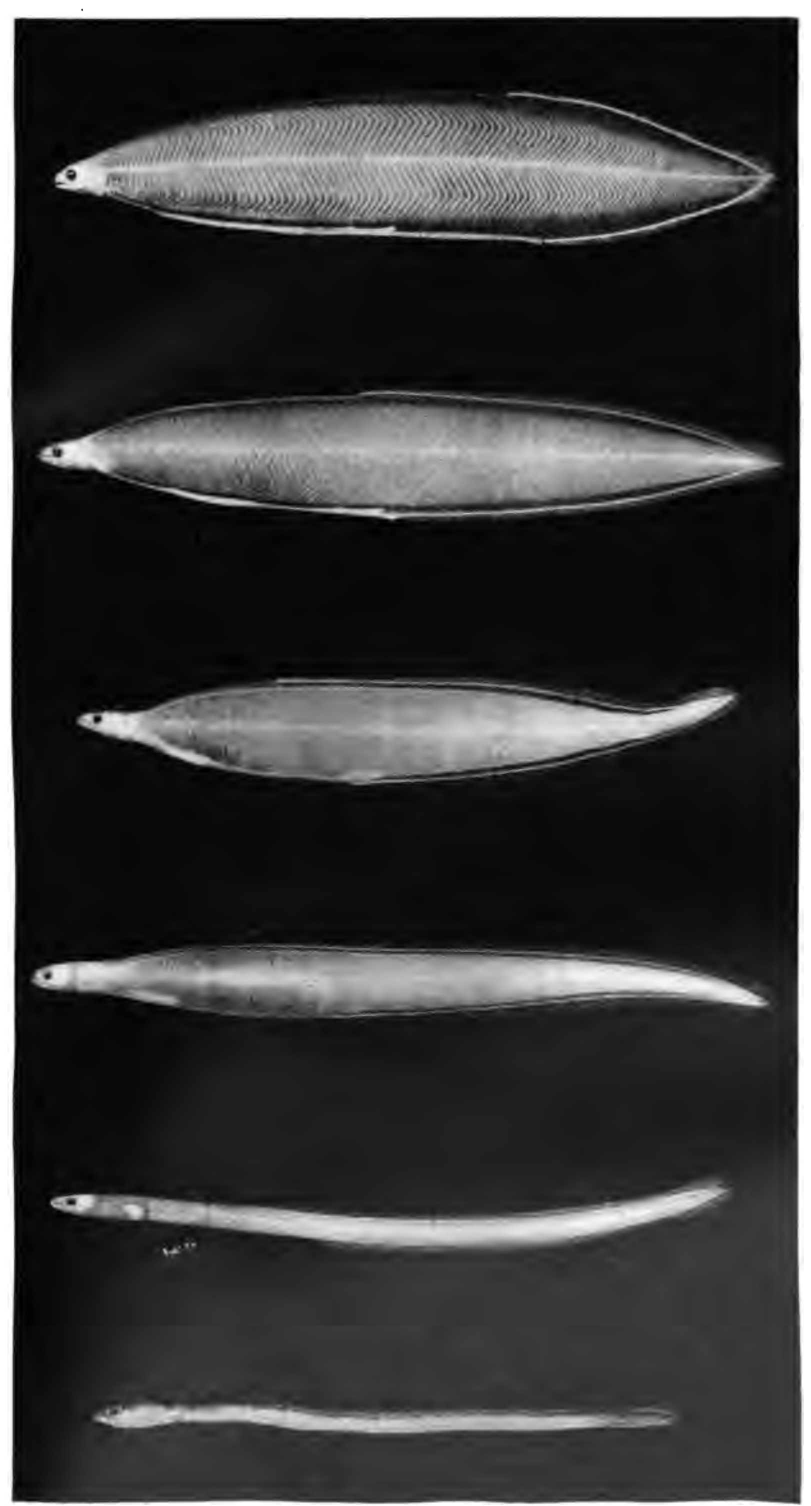


Fig. 4. Entwicklung des Aales (nach Pettersson).

Verlag von **Wilhelm Engelmann** in Leipzig.

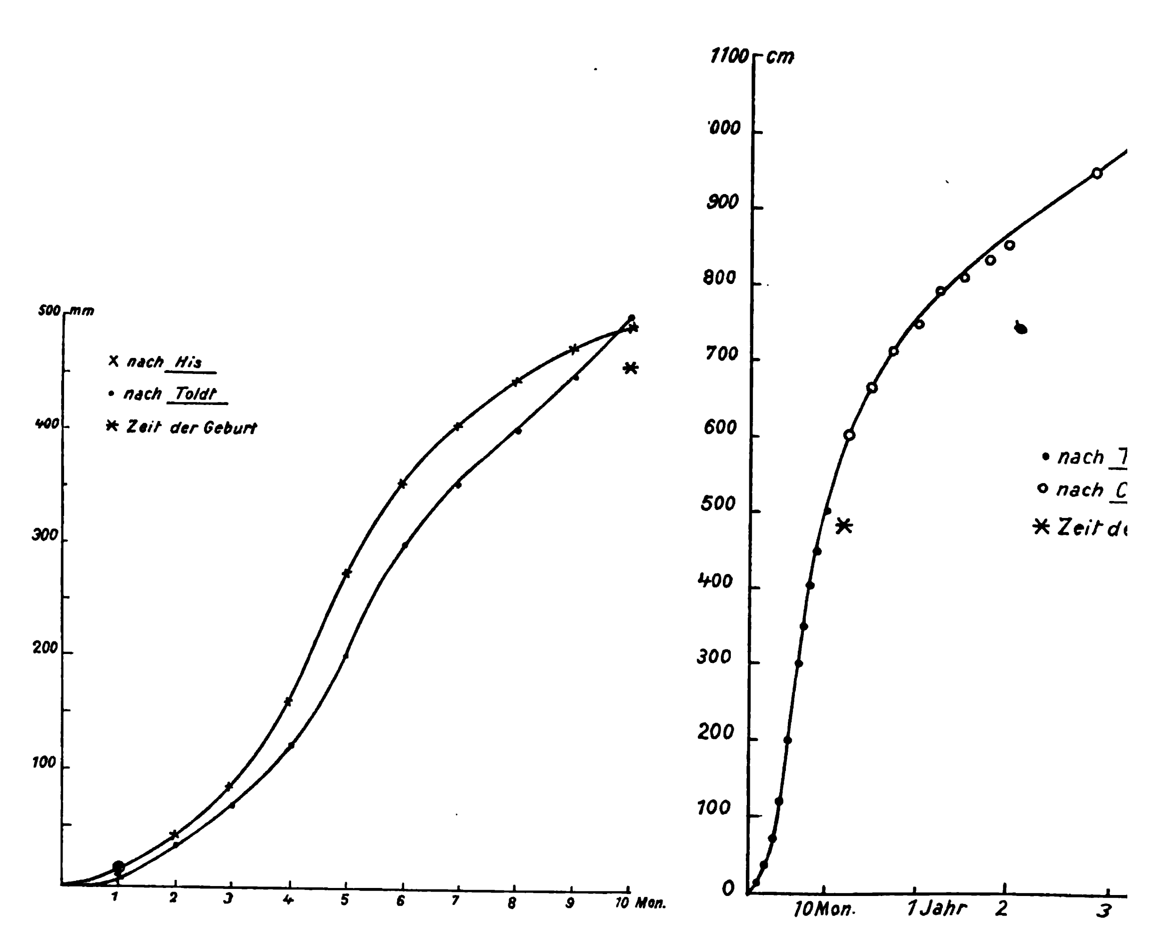
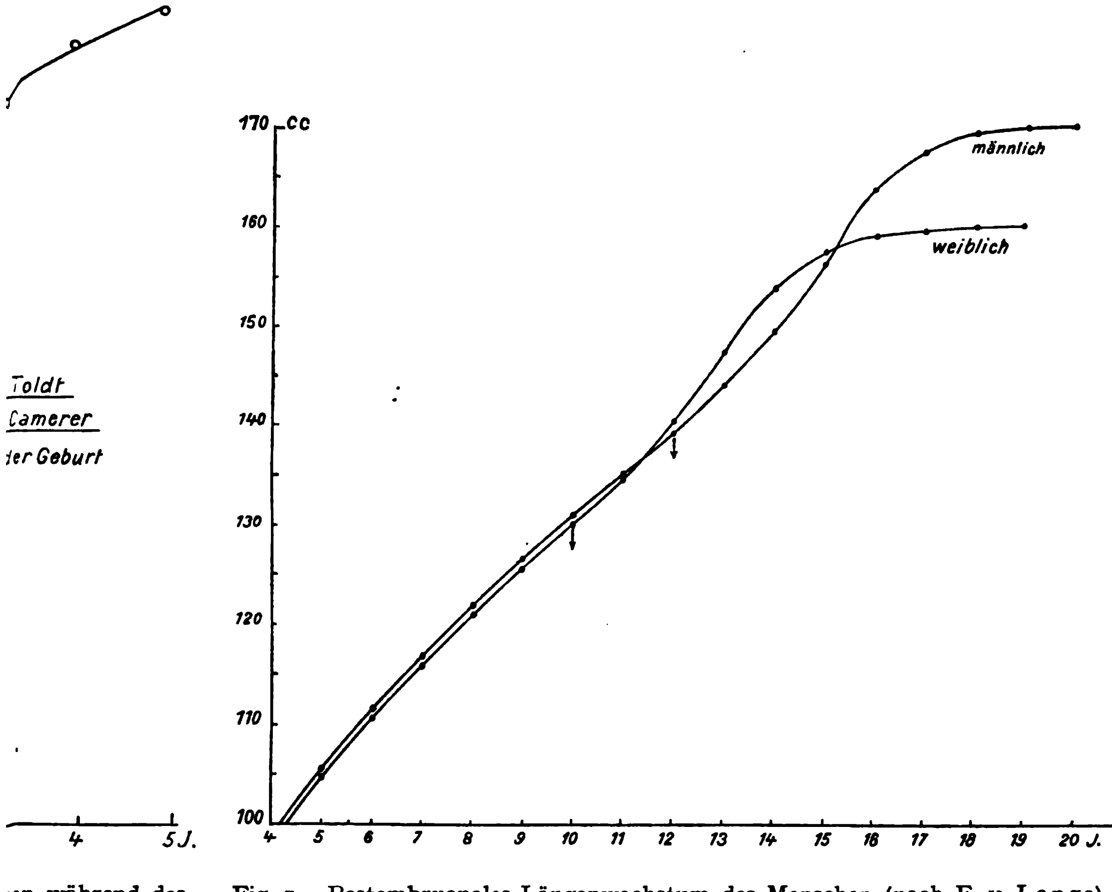


Fig. 5. Fötales Längenwachstum des Menschen.

Fig. 6. Längenwachstum des Mensch
embryonalen Lebens und der ers

Verlag von **Wilhelm**



…en während des
…ten 5 Jahre.

Fig. 7. Postembryonales Längenwachstum des Menschen (nach E. v. Lange).

…ngelmann in Leipzig.

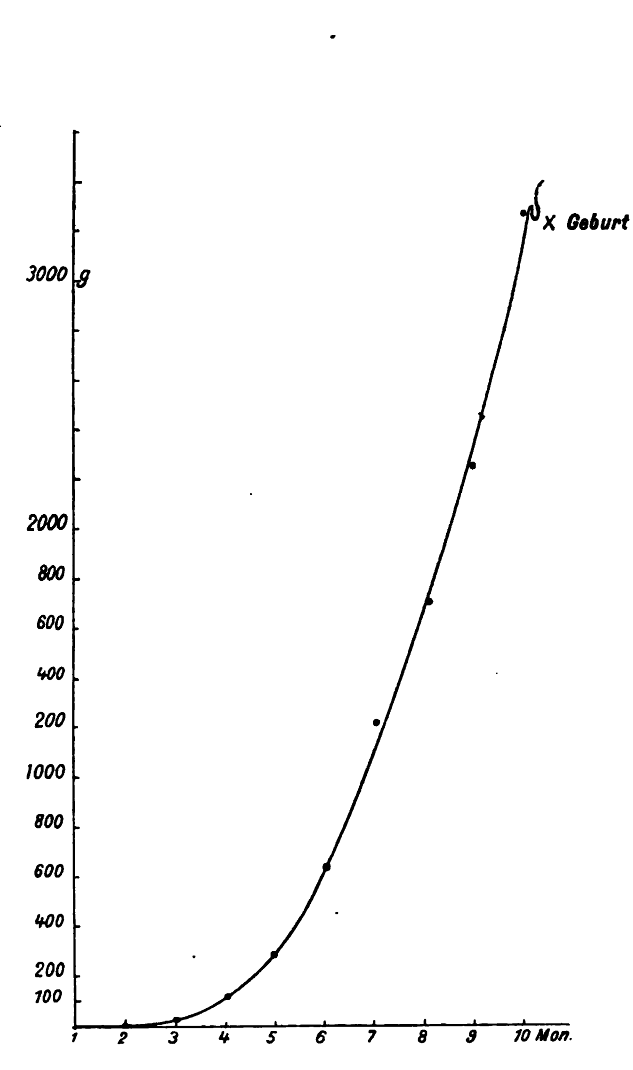


Fig. 8. Gewichtszunahme des menschlichen Fötus (nach Fehling).

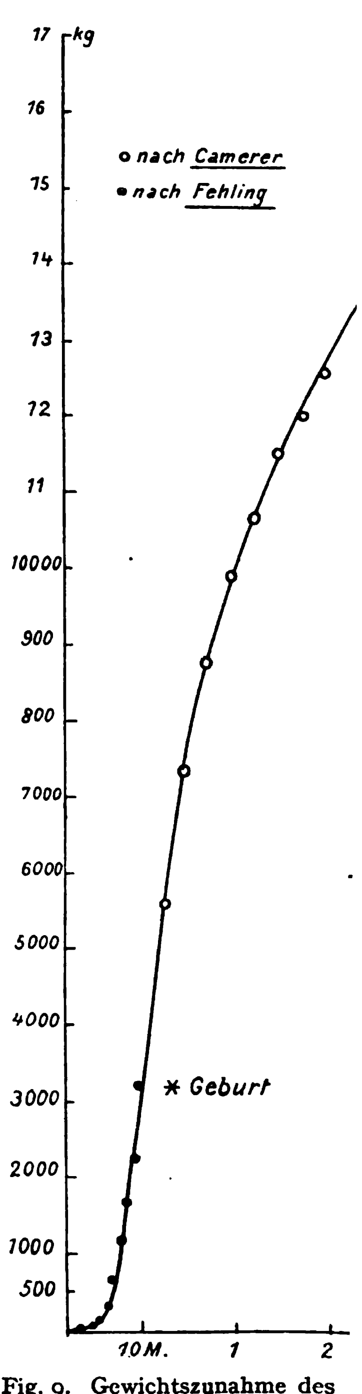
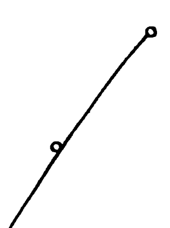


Fig. 9. Gewichtszunahme des
des fötalen Lebens und der

Verlag von **Wilhelm**



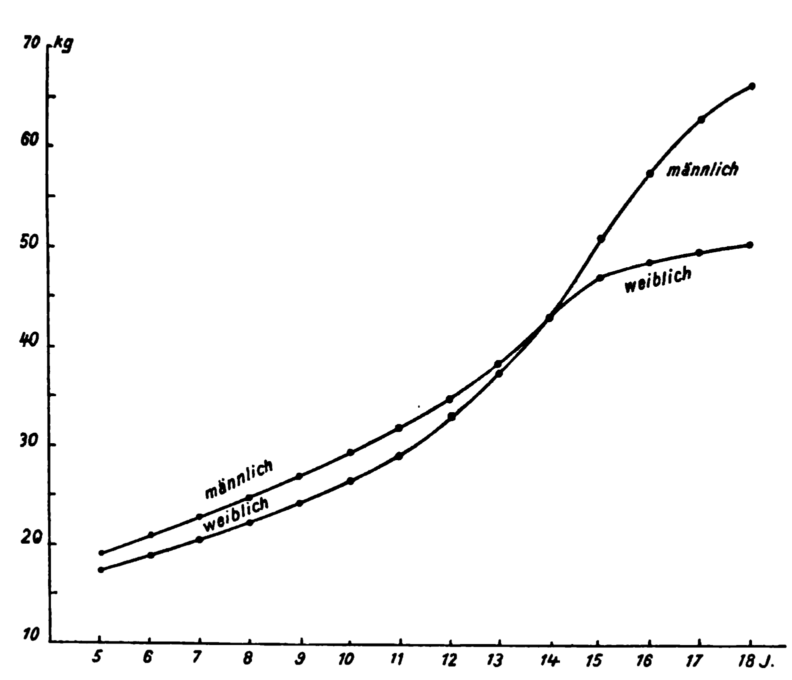


Fig. 10. Gewichtszunahme des Menschen vom 5.—8. Lebensjahre (nach Camerer).

3 4 J.

lenschen während ersten 4 Jahre.

:ngelmann in Leipzig.

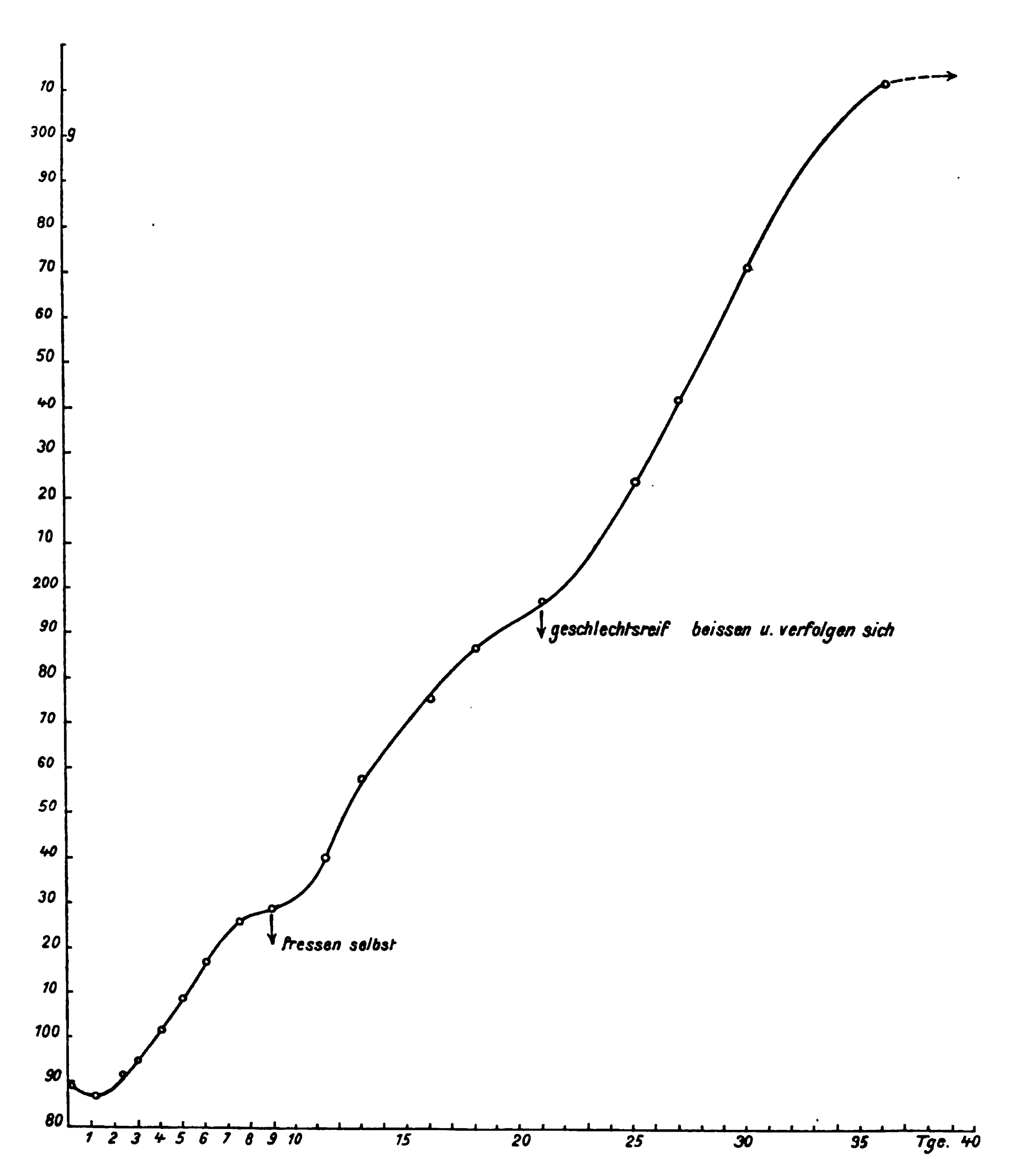


Fig. 11. Postembryonale Gewichtsänderung des Meerschweinchens (Mittel aus 3 gleichzeitigen Beobachtungen).

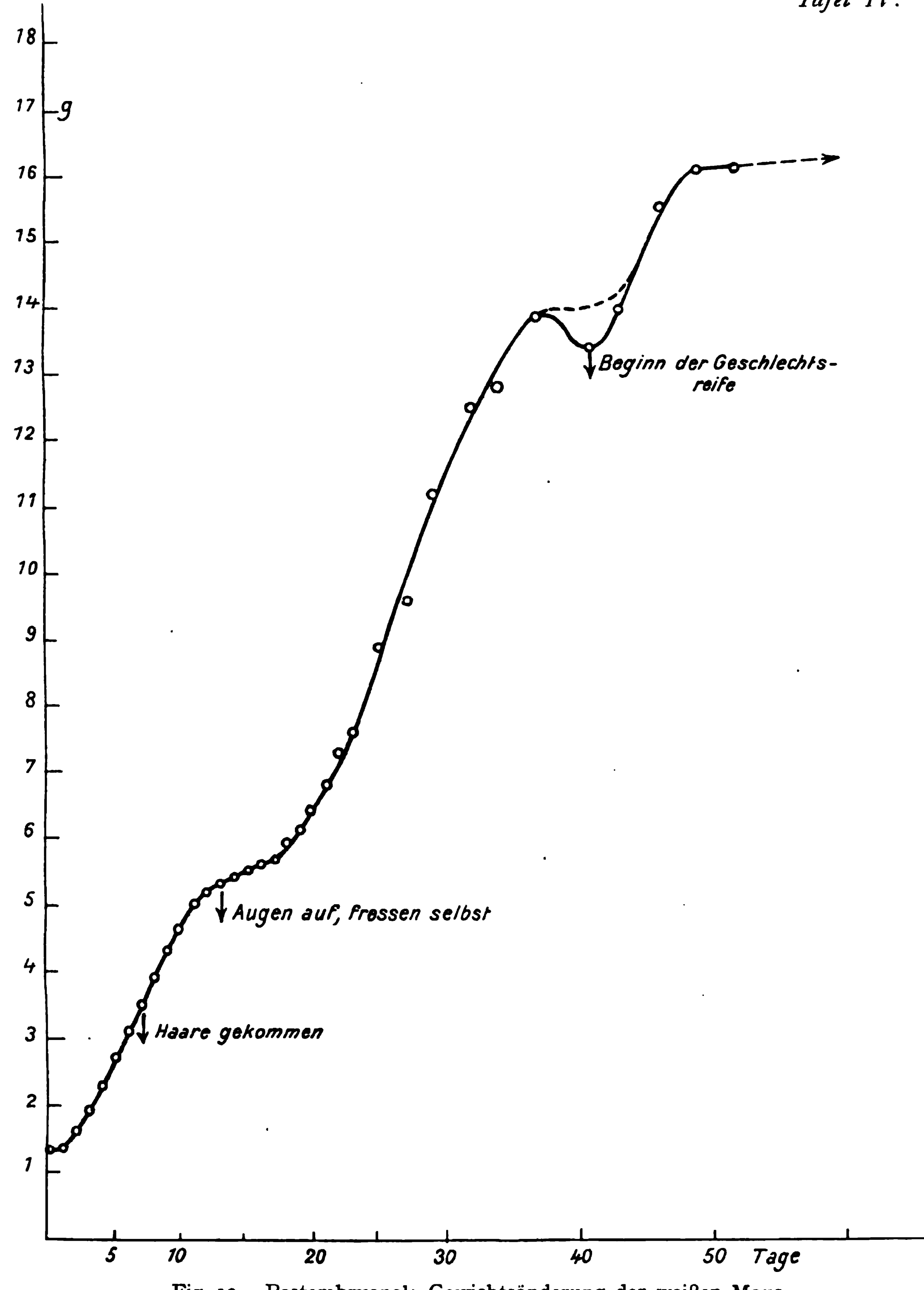


Fig. 12. Postembryonale Gewichtsänderung der weißen Maus (Mittel aus 7 gleichzeitigen Beobachtungen).

ngelmann in Leipzig.

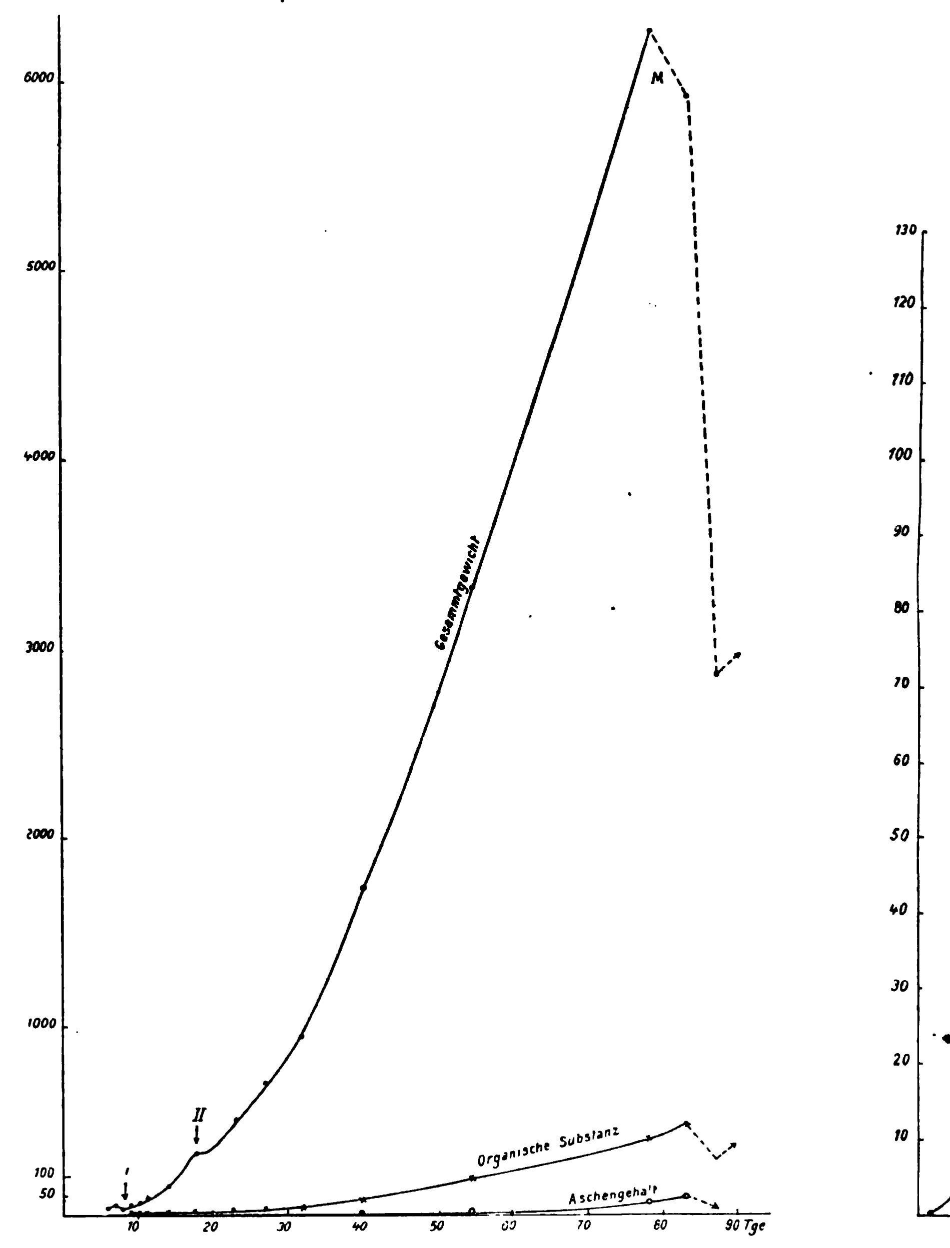
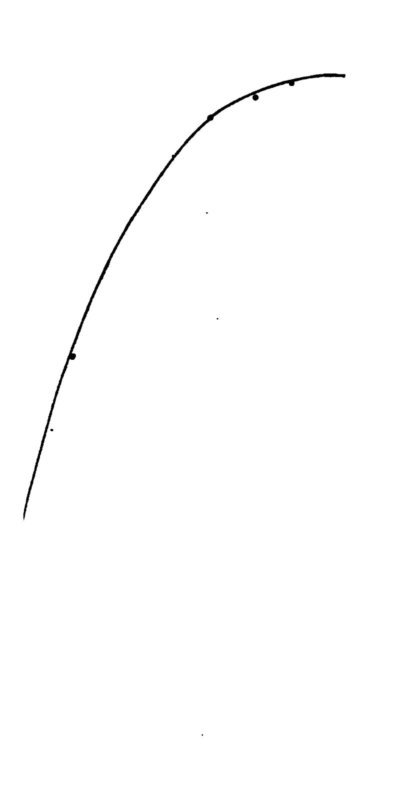


Fig. 13. Änderungen des Gewichts sowie des Gehaltes an organischer und anorganischer Substanz während der postembryonalen Entwicklung von Rana fusca (nach A. Schaper).

Fig. 14.

Verlag von Wilhelm E



Quellung der weißen Bohne (nach Nobbe).

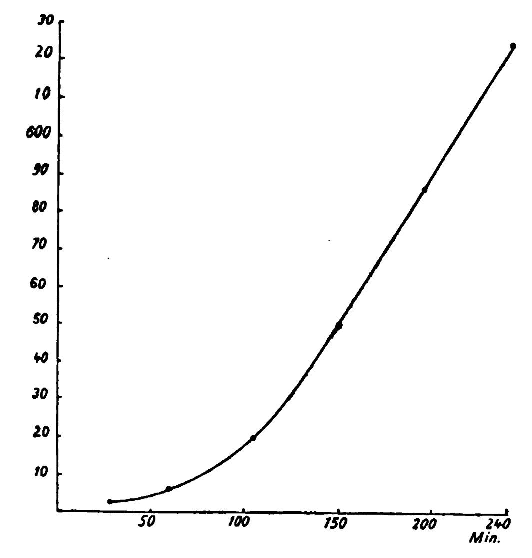


Fig. 15. Anfangsstadien der Quellung der Erbse (nach Detmer).

ngelmann in Leipzig.

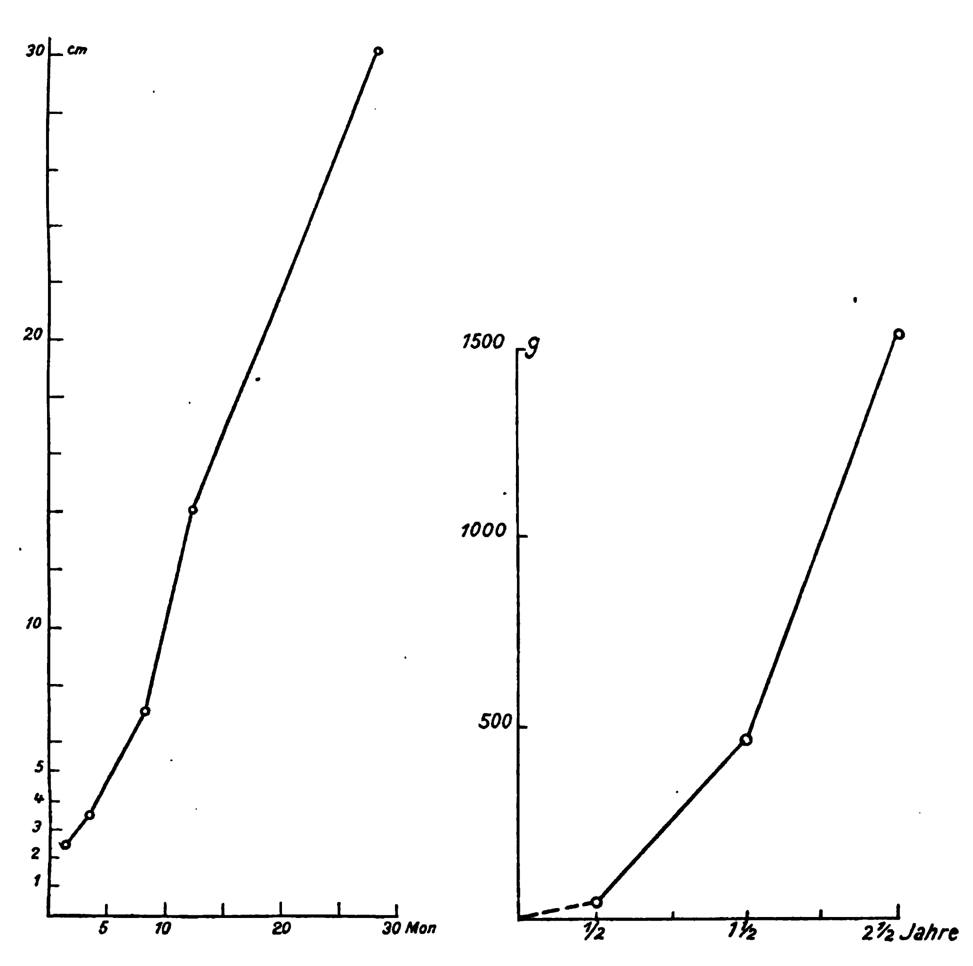


Fig. 16. Postembryonales Längenwachstum des Lachses (nach Costa).

Fig. 17. Postembryonale Gewichtsvermehrung des Karpfens (nach Reuß).

Verlag von **Wilhelm Engelmann** in Leipzig.

Männchen
I.
Weibchen

Männchen
II.
Weibchen

Männchen
III.
Weibchen

Mai Juni Juli Aug. Sept. Okt. Nov. Dez.

Fig. 22. Gewichtsänderung von Muskel (Gastrocnemius I), Leber (II), und Fettkörper (III) von Rana esculenta im Laufe des Jahres (nach J. Gaule).

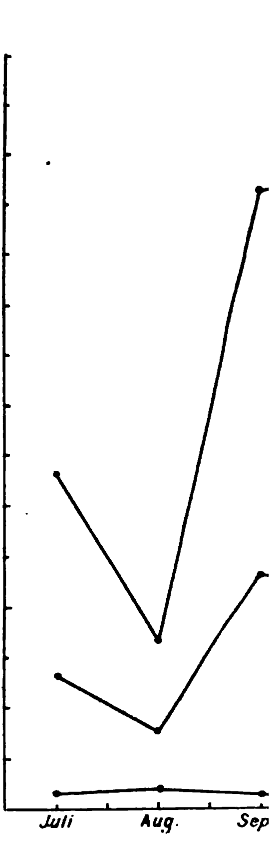
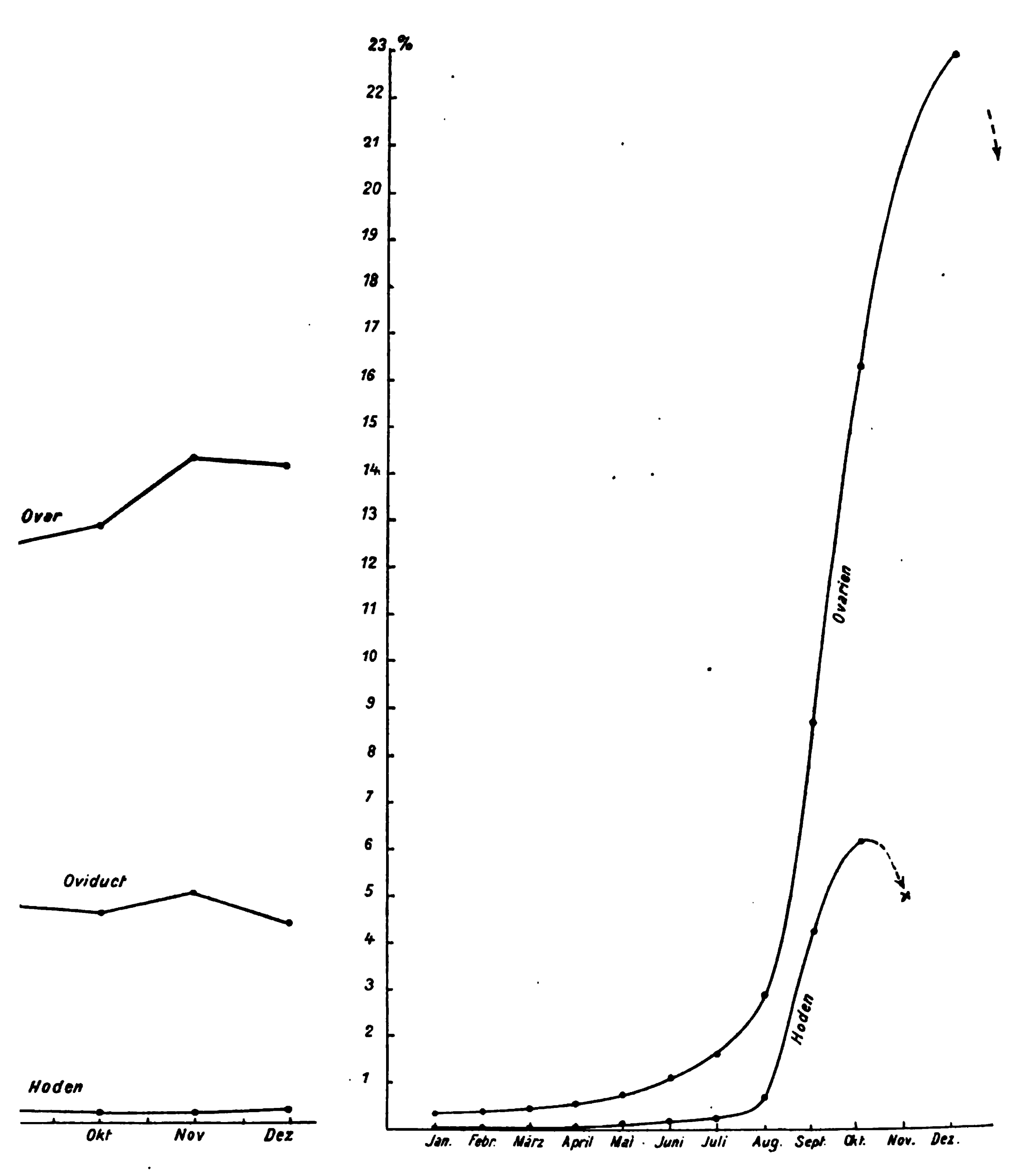


Fig. 23. Gewichtsände
von Rana esculenta in
(nach

Verlag von **Wilhelm E**



ung der Geschlechtsorgane er zweiten Hälfte des Jahres [. Gaule).

Fig. 24. Jährliche Gewichtszunahme der Keimdrüsen des Lachses (nach Hoek).

ıgelmann in Leipzig.

20 mm
15
10
5
2 4 6 30 Tge.

Fig. 25. Längen usa gigantea

↓ ↓ Bildung des Sporangiums.

130 mm
120
110
100
90
80
70
60
50
40
30
20
10
0 1 2 3 4 Tage

Fig. 27. Längenwachstum der Fruchtträger von Phycomyces (nach Errera).

